

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS



TESIS DOCTORAL

**Sistemática y filogenia de los Hemicyonidae ("Mammalia,
Carnivora") del Mioceno de las Cuencas Ibéricas**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Daniel Hontecillas Tamayo

Directores

Plinio Montoya Belló
Jorge Morales Romero
Juan Abella Pérez

Madrid

Sistemática y Filogenia de los Hemicyonidae (Mammalia, Carnivora) del Mioceno de las Cuencas Ibéricas

Memoria de Tesis Doctoral presentada por:

Daniel Hontecillas Tamayo

Bajo la dirección de los doctores:

Plinio Montoya Belló, Jorge Morales Romero, Juan Abella Pérez

Tutor/a:

María Ángeles Álvarez Sierra



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE
MADRID

Universidad Complutense de Madrid
Facultad de Ciencias Geológicas
**Departamento de Geodinámica,
Estratigrafía y Paleontología**



Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC
Departamento de Paleobiología



VºBº del Director de Tesis
Plinio Montoya Belló

VºBº del Director de Tesis
Jorge Morales Romero

VºBº del Director de Tesis
Juan Abella Pérez

Fdo.:
Daniel Hontecillas Tamayo



UNIVERSIDAD
COMPLUTENSE
MADRID

**DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y ORIGINALIDAD DE LA TESIS
PRESENTADA PARA OBTENER EL TÍTULO DE DOCTOR**

D./Dña. Daniel Hontecillas Tamayo,
estudiante en el Programa de Doctorado D9AJ-Doctorado en Geología e Ingeniería Geológica,
de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de
Madrid, como autor/a de la tesis presentada para la obtención del título de Doctor y
titulada:

Sistemática y Filogenia de los Hemicyonidae (Mammalia, Carnivora) del Mioceno de las Cuencas Ibéricas

y dirigida por: Plinio Montoya Belló, Jorge Morales Romero y Juan Abella Pérez

DECLARO QUE:

La tesis es una obra original que no infringe los derechos de propiedad intelectual ni los derechos de propiedad industrial u otros, de acuerdo con el ordenamiento jurídico vigente, en particular, la Ley de Propiedad Intelectual (R.D. legislativo 1/1996, de 12 de abril, por el que se aprueba el texto refundido de la Ley de Propiedad Intelectual, modificado por la Ley 2/2019, de 1 de marzo, regularizando, aclarando y armonizando las disposiciones legales vigentes sobre la materia), en particular, las disposiciones referidas al derecho de cita.

Del mismo modo, asumo frente a la Universidad cualquier responsabilidad que pudiera derivarse de la autoría o falta de originalidad del contenido de la tesis presentada de conformidad con el ordenamiento jurídico vigente.

En Madrid, a 3 de septiembre de 2019

**HONTECILLA
S TAMAYO
DANIEL -**

Fdo.: 51981393J

Firmado digitalmente
por HONTECILLAS
TAMAYO DANIEL -
51981393J
Fecha: 2019.09.03
12:29:05 +02'00'

Prefacio y **Agradecimientos**

No recuerdo la primera vez que se me ocurrió la idea de pensar “¡madre quiero ser paleontólogo!”, de hecho, como a muchas personas les pasa, confundía constantemente la Paleontología con la Arqueología (ahora es el momento de que el lector se piense si seguir leyendo o cerrar cómodamente esta Tesis). Tampoco leía artículos de animales prehistóricos en mis ratos libres o hacía matrices de caracteres... Lo que sí recuerdo son hechos que se me han quedado grabados para siempre en mi memoria y que quizá mi subconsciente fuera elaborando mi destino en silencio, sin darme cuenta. Desde que tengo uso de razón, siempre estaba jugando con palos y piedras, vale que soy de familia humilde de Vallecas, pero había dinero para unos juguetes decentes. O ir al parque con mi abuelo y en lugar de jugar con mis muñecos, los enterraba para luego ir quitándoles cuidadosamente, lo que aquel entonces llamaba “¡tierra!”.

Con el paso de los años seguramente el cine y las series de dibujos animados fueron el culmen de esas ideas que se iban cocinando en mi mente (cuanto daño ha hecho la televisión). El niño se hizo adolescente y ya sabía exactamente lo que era la Paleontología; sí, aún tuvieron que pasar algunos años más, pero más vale tarde que nunca ¿no?. El problema ahora estaba en...¿Cómo podría llegar a ser un Paleontólogo?. Pero después de investigar, ir a eventos de búsqueda de carreras y que la gente no supiera nada, y realizar cálculos metafísicos incomprensibles para el resto de los mortales...Me decanté por hacer la carrera de geología.

Durante los primeros años, la cosa no pintaba muy bien con tanta matemáticas I y II, física I y II, química I y II, cristalografía I y II (¿por qué no lo juntarían todo en una sola con menos materia y así todos contentos?). Veías a mucha gente a abandonar la carrera, pero uno pensaba...Bueno vamos a esperar unos años más, a ver si la cosa mejora, ¡ay inconsciente de mí!. Pero finalmente llegó quinto y un mundo nuevo se abrió ante mis ojos. Vale que en los anteriores cursos había aprendido los términos “roca” en lugar de piedra, “sedimento” en lugar de tierra o ya localizaba las cosas que los profesores veían en el campo (en primero decíamos cosas como “ahh mira sí sí.., ahí está la falla, que bien se ve oyes”), pero esos nombres de asignaturas como “Paleontología de Vertebrados”, “Tafonomía con el profesor Sixto”, “Paleoecología Evolutiva”, te hacían pensar que ya estabas en otro nivel.

Retrocediendo un poco en el tiempo, allá por el 2008, el clímax de querer ser paleontólogo llegó con mi primera excavación en el yacimiento paleontológico de Somosaguas. Nunca se me olvidará la escena de estar andando hacia el yacimiento con una amiga (Laura Chamorro, gracias por decirme que había excavaciones en la Facultad), y ver la gran carpa blanca que cubría el yacimiento y todas esas personas que estaban excavando como en las películas. No digamos ya el momento en que saqué mi primer molar de *Gomphotherium*, negro y brillante como el azabache (me dieron ganas de llevármelo de souvenir, pero con el tiempo aprendí que estaba mal visto). Recuerdo como una tal Blanca García-Yelo se acercó a mí y me explicó la metodología para excavar correctamente (ahora esta persona me dice cosas tan bonitas como imbécil o subnormal, pero sé que es desde el cariño, espero). Es curioso, pero también recuerdo ver un esquema de la pirámide trófica de la fauna y arriba del todo un enorme “¿hemiciónido u oso perro?”, y pensar... “como molaría estudiar eso” (ahí lo dejo, saquen sus propias conclusiones).

Ese mismo año y de nuevo, gracias a mi amiga descubrí el yacimiento de El Cerro de los Batallones. Esto ya no era igual que Somosaguas... todo era un secarral a lo “Mad Max”, con gente yendo y viniendo en camionetas, cual cazadores de canguros de Australia. De pronto me viene a la memoria una figura de una persona con barba, chaleco y gafas de sol, y pensar...”Este tío seguro que es el jefe” (y no iba mal encamimando) y un chaval jovencillo con perilla y gafas de sol que se encargaba de ir repartiendo a la gente. Tanto yo como mi amiga nos tocó ir al yacimiento de Batallones 3 con él, un chaval con mucho pelo en las piernas y brazos, y un melenas parecido al mismísimo “Farruquito”. Los años pasaron, las asignaturas optativas y algunas de libre elección se “fundían solas” yendo felizmente al campo a excavar, mientras otros compañeros iban felizmente a clase y el adolescente se convirtió en un “proto-adulto”, hasta nuestros días. La verdad es que no hay mucho más que contar, salvo que aquel hombre barbudo y gafas de sol me ofreció el tema de los hemiciónidos (¿casualidades de la vida?), y repitiéndome hasta la saciedad... “¡¡Variabilidad Hontecillas, Variabilidad!!”.

Después de contar toda esta historia sobre mi vida, pensé que sería bueno dar las gracias a algunas personas que han estado ahí y que sin ellas, seguramente este proyecto no habría sido posible, así que ahí voy:

Gracias al Dr. Humberto Astibia, por todos los ánimos que me dio siempre que nos vimos en alguna Tesis (a este hombre le deberían de dar una medalla o el premio Guinness a la persona que mayor número de Tesis ha presenciado como tribunal) y por haberme permitido estudiar el material del yacimiento de Tarazona de Aragón.

A la Dra. Beatriz Azanza y al Dr. José Ignacio Canudo, darles las gracias por haberme dado la oportunidad de estudiar el material de hemiciónidos de los yacimientos de Artesilla y Tarazona de Aragón, depositados en la Facultad de Geología y en el nuevo Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza.

Gracias al equipo del yacimiento paleontológico de Somosaguas (Madrid), entre los que destacaré a la Dra. Nieves López, al Dr. Manuel Hernández, al Dr. Omid Fesharaki, a la Dra. Ana Rosa Gómez, a la Dra. Gema Alcalde, a la Dra. Paloma López y al Dr. Juan L. Cantalapiedra, por haberme acogido, allá por el 2008, por enseñarme los principios básicos de excavación que aquel estudiante de geología, no tenía ni idea hasta ese momento y por haberme ayudado siempre que lo he necesitado. Gracias a Laura Soret, por haberme prestado su espectacular paleoilustración de *Hemicyon sansaniensis* para la portada de este trabajo.

Al Dr. Pablo Peláez, a la Dra. Adriana Oliver, a la Dra. Verónica Hernández, a la Dra. Gema Siliceo, al Dr. Manuel Salesa, a Mauricio Antón y al futuro doctor Cristo Omar Romano (“¡mucho culo!” en todos tus proyectos futuros), darles las gracias por haberme echado un cable, siempre que les he pedido ayuda y por los ánimos que me dieron.

A la Dra. Susana Fraile, conservadora del Museo Nacional de Ciencias Naturales, por la enorme paciencia que tuvo al dejarme ver más de una, de dos, de tres veces... (y así podría estar años) el material de hemiciónidos de los yacimientos de Henares 1, Paracuellos 5, Valdemoros 4A, La Retama y Ramblar 3B. Y a Enrique Cantero, por la restauración de muchos de los ejemplares de la Cuenca de Madrid estudiados para este trabajo.

A los doctores Jorge Morales, Plinio Montoya y Juan Abella por haberme echado un cable a la hora de realizar esta tesis, no obstante, me gustaría ir uno por uno por varios motivos. Agradecerle al Dr. Jorge Morales el haberme dado la oportunidad de participar, en las excavaciones del yacimiento paleontológico de El Cerro de los Batallones (Madrid) durante bastantes años, por la enorme paciencia que tuvo conmigo durante esta Tesis y, sobre todo, por haberme ofrecido un tema de investigación cuando otras puertas se me cerraron. Al Dr. Plinio Montoya, por haberme ofrecido la oportunidad de estudiar el material del yacimiento paleontológico de Venta del Moro (Valencia), depositado en las colecciones de la Facultad de Biología de la Universitat de València. Y al Dr. Juan Abella por las enseñanzas recibidas y por los buenos momentos que pasamos junto a otros excavadores y buenos amigos, del yacimiento de “Ballones 3”, como la Dra. Marta Pina, y a los futuros doctores Daniel Peña, Jorge Molina (“George”, “Lobezno”, “El Titi”,....) y Alejandro Pérez.

Al Dr. Alberto Valenciano, darle las gracias por haberme proporcionado fotos y medidas de aquellos especímenes de hemiciónidos, que quien escribe estas palabras no pudo visitar. Además de camarada de batalla en el “batallón 3” del yacimiento paleontológico de El Cerro de los Batallones.

A la Dra. Maria de los Ángeles Álvarez Sierra, darles las gracias por haberme aconsejado como tutora de este proyecto de Tesis y por ayudarme en todos los asuntos relacionados con el mismo.

Darles las gracias a los doctores Enrique Baquedano, Juan Luis Arsuaga y Belén Márquez por haberme hecho un hueco en la saturada lista del yacimiento arqueopaleontológico de Pinilla del Valle (Madrid). A todos los pinilleros con quien he pasado momentos buenos y épicos jajaja, pero en especial a dos personas: al doctor y reciente padre César Laplana, por haberme ayudado en una etapa bastante dura de mi vida y que sin él, no me encontraría escribiendo estas palabras de enorme gratitud; y al prehistoriador especialista en arte rupestre paleolítico, D. Juan Vizcaíno Trueba. Este último merece que le escriba los tres apellidos, pues desde el primer momento en el que nos conocimos se ha convertido en un segundo hermano para mí, con quien he compartido tristezas y alegrías, y quien me abrió los ojos ante la vida, como si de un gurú que llegase en el momento justo se tratara. Espero que esta buena y sana amistad perdure hasta el fin de los días “¡Kaspas!”.

A los doctores Salvador Moyà-Solà, David Alba y Josep Robles por haberme dado la oportunidad de estudiar el material de els Casots, en las colecciones de l’Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, y colaborar con ellos en un futuro trabajo de investigación. Además, agradecer la ayuda de los doctores Josep Robles y David Alba, a la hora de resolver dudas del material de els Casots durante la elaboración de este trabajo.

Al Dr. Miguel Telles Antunes, gracias por haberme permitido estudiar el material de hemiciónidos en la Academia das Ciências de Lisboa, por sus sabios consejos y por los ratos de charla (más allá de la paleontología), que aunque breves fueron muy amenos.

Gracias a muchas de las personas que se encuentran en el Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid y colegas de promoción, ellos saben quiénes son, por haberme apoyado siempre y ayudado cuando lo he necesitado. En especial

agradecer a la Dra. Maria Luisa Canales por haberme ayudado en la revisión de una parte del trabajo.

Al Dr. Óscar Sanlísidro, a la Dra. Blanca García y a la Dra. María Ríos por ayudarme a defender “El Muro” de los gigantes de hielo, por los buenos momentos que hemos pasado en el despacho 302 del Museo Nacional de Ciencias Naturales y por los ánimos que me dieron en todos los momentos de “bajón”, que no fueron pocos.

Al Dr. Israel Sánchez, darles las gracias por todos los consejos y ayuda a la hora de realizar este proyecto de Tesis. Además de las risas y los buenos momentos que nos hemos echado en el despacho 304 del Museo Nacional de Ciencias Naturales, junto con D. Adrián Iglesia.

Al Dr. Iñigo Martínez-Solano por haberme ayudado, junto con el Dr. Israel Sánchez, a la elaboración del análisis filogenético Bayesiano que se ha realizado para este trabajo.

A la Dra. Margarita Belinchón, darle las gracias por la posibilidad de estudiar los restos fósiles de hemiciónidos hallados en el yacimiento de Buñol, depositados en la colección del Museo de Ciencias Naturales de Valencia.

A Alberto González, encargado de las colecciones del Museo de San Isidro de Madrid, por permitirme estudiar el material de hemiciónidos del yacimiento de Puente de Vallecas.

A los doctores Serdar Maida, Robert Hunt Jr. y Xiaming Wang, darle las gracias por el intercambio de datos y material fotográfico de hemiciónidos, que han sido de gran utilidad a la hora de realizar este trabajo.

A Judy Galkin, Maria L. Ríos, al Dr. John J. Flynn y a la Dra. Eileen Westwig, agradecerles el buen acogimiento que me dieron desde el primer día en el American Museum of Natural History de Nueva York, y sobre todo, por haberme permitido estudiar la extensa colección de fósiles de hemiciónidos y de carnívoros actuales. Sin olvidarme de otras buenas amistades que me llevé en la mochila, como las del artista Mick Ellison, el Dr. Paul Velazco, la Dra. Camille Grohe o el Dr. John G. Maisey (bautizado cariñosamente como “Sharkman”).

A Dr. Guillaume Billet y al Dr. Stéphane Peigné (Muséum National d'Histoire Naturelle de París), al Dr. Yves Laurent y Boris Presse (Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse), y al Dr. Didier Berthet y François Vigouroux (Musée des Confluences de Lyon), por haberme permitido estudiar los fósiles de hemiciónidos y especímenes actuales depositados en dichos museos.

A Jérôme Tréguier y a Valentin Prugneaux (Musée des Sciences of Laval) por haberme proporcionado medidas y material fotográfico del holotipo de *Phoberocyon aurelianensis*, el cual, estuvo perdido durante mucho tiempo. A las doctoras Roula Pappa y Pip Brewer, y al fotógrafo Harry Taylor (Natural History Museum, United Kingdom) por haberme enviado datos y material fotográfico de *Agriotherium sivalensis*. Al Dr. Emmanuel Robert (Laboratoire de Géologie de Lyon. Terre, Planètes, Environnement. UCB Lyon1) por haberme enviado fotografías de varios ejemplares de *Agriotherium insignis*.

A todos aquellos que me hicieron un hueco en sus casas, durante mis estancias en otros museos, fuera y dentro de la Península Ibérica, porque sin ellos no sé dónde hubiera ido a parar.

Por último, y no por ello menos importante, dar las gracias a mi familia, especialmente a mi hermano y mi madre, por haberme soportado pacientemente todos estos años y por los ánimos que me dieron cuando día sí y día también llegaba a casa con ganas de tirar la toalla (aunque ellos no lo sepan, me ayudaron mucho). Y a mi padre, mi abuelo y mi abuela, que no han podido ver este trabajo terminado y a quiénes se lo dedico. Espero que allá donde estén estén orgullosos del trabajo que he hecho.

Si no he mencionado a alguien en los agradecimientos, puede ser por dos motivos: 1) despiste, algo muy normal en mí; o 2) las prisas de acabar esta Tesis a tiempo. Sea como fuere, que me lo diga personalmente y le invito a unas “cerves”. Espero haberme acordado de todos...



Un antiguo indio Cherokee dijo a su nieto, “Hijo mío, dentro de cada uno de nosotros hay una batalla entre dos lobos. Uno es Malvado. Es la ira, la envidia, el resentimiento, la inferioridad, las mentiras y el ego. El otro es Benévolo. Es la dicha, la paz, el amor, la esperanza, la humildad, la bondad, la empatía, la verdad”. El niño pensó un poco y preguntó, “¿Abuelo, qué lobo gana?”. El anciano respondió, “El que alimentas”.

Viejo proverbio indio

A mi padre y abuelos

ÍNDICE

Abstract	Pág. 15
Resumen	Pág. 16
Capítulo I. Introducción	Pág. 19
1. Introducción	Pág. 20
1.1. Antecedentes sobre los hemiciónidos	Pág. 20
1.2. El registro fósil mundial de hemiciónidos	Pág. 22
1.3. Hemicyonidae de la Península Ibérica	Pág. 23
1.4. Paleontología Sistemática	Pág. 26
1.5. Objetivos	Pág. 57
Capítulo II. Material y Métodos	Pág. 59
2.1. Material	Pág. 60
2.2. Métodos	Pág. 67
Capítulo III. Hemicyonidae de las Cuencas Ibéricas	Pág. 73
3.1. Cuenca del Tajo:	Pág. 74
Introducción	Pág. 75
<i>Phoberocyon hispanicus</i> Ginsburg y Morales, 1998 (Yacimientos: Loranca Arenas)	Pág. 78
<i>Hemicyon sansaniensis</i> Lartet, 1851 (Yacimientos: La Retama, El Cañaveral y Henares 1)	Pág. 98
<i>Plithocyon conquense</i> Ginsburg y Morales, 1998 (Yacimientos: La Retama)	Pág. 122
<i>Dinocyon aff. mayorali</i> (Astibia, Morales y Ginsburg, 2000) (Yacimientos: Puente de Vallecas, Carpetana)	Pág. 132
<i>Hemicyon cf. sansaniensis</i> Lartet, 1851 (Yacimientos: Carpetana)	Pág. 157
<i>Plithocyon aff. armagnacensis</i> Ginsburg, 1955 (Yacimientos: Paracuellos 5)	Pág. 159

<i>Hemicyon</i> sp.	
(Yacimientos: El Cañaveral)	Pág. 166
<i>Plithocyon</i> sp.	
(Yacimientos: Carpetana)	Pág. 169
Hemicyoninae indet.	
(Yacimiento: El Cañaveral)	Pág. 170
Hemicyonidae indet.	
(Yacimientos: Loranca Arenas, Marqués de Monistrol, La Retama, El Cañaveral, Puente de Vallecas, Carpetana, Alhambra-Túneles)	Pág. 181
Material Suplementario	Pág. 200
3.2. Cuenca del Ebro:	Pág. 206
Introducción	Pág. 207
<i>Dinocyon mayoralii</i> (Astibia, Morales y Ginsburg, 2000)	
(Yacimientos: Tarazona de Aragón)	Pág. 208
<i>Hemicyon sansaniensis</i> Lartet, 1851	
(Yacimientos: Tarazona de Aragón)	Pág. 216
Material Suplementario	Pág. 218
3.3. Cuenca del Duero:	Pág. 220
Introducción	Pág. 221
<i>Zaragocyon daamsi</i> Ginsburg y Morales, 1995	
(Yacimientos: Cetina de Aragón)	Pág. 222
Material Suplementario	Pág. 234
3.4. Cuenca de Calatayud-Teruel:	Pág. 237
Introducción	Pág. 238
<i>Phoberocyon hispanicus</i> Ginsburg y Morales, 1998	

(Yacimientos: Ramblar 3B)	Pág. 241
<i>Hemicyon stehlini</i> Hürzeler, 1944	
(Yacimientos: Artesilla)	Pág. 249
<i>Hemicyon cf. stehlini</i> Hürzeler, 1944	
(Yacimientos: El Terrero)	Pág. 257
<i>Dinocyon aff. mayoralis</i> (Astibia, Morales y Ginsburg, 2000)	
(Yacimientos: Valdemoros 4A, La Barranca y Manchones)	Pág. 261
<i>Plithocyon aff. armagnacensis</i> Ginsburg, 1955	
(Yacimientos: Arroyo del Val)	Pág. 272
Hemicyonidae indet.	
(Yacimientos: El Terrero)	Pág. 281
Material Suplementario	Pág. 283
 3.5. Cuenca del Vallès-Penedès:	 Pág. 288
Introducción	Pág. 289
<i>Hemicyon stehlini</i> Hürzeler, 1944	
(Yacimientos: Els Casots)	Pág. 290
<i>Plithocyon cf. barstowensis</i> (Frick, 1926)	
(Yacimientos: Els Casots)	Pág. 309
Hemicyoninae indet.	
(Yacimientos: Els Casots)	Pág. 314
Hemicyonidae indet.	
(Yacimientos: Els Casots y Can Marcet)	Pág. 316
Material Suplementario	Pág. 321
 3.6. Cuenca de Lisboa:	 Pág. 324
Introducción	Pág. 325
<i>Hemicyon stehlini</i> Hürzeler, 1944	

(Yacimientos: Quinta da Barbacena y Quinta da Farinheira)	Pág. 327
<i>Hemicyon cf. stehlini</i> Hürzeler, 1944	
(Yacimientos: Quinta do Pombeiro)	Pág. 333
<i>Hemicyon cf. sansaniensis</i> Lartet, 1851	
(Yacimientos: Quinta da Silvéria)	Pág. 334
<i>Plithocyon antunesi</i> Ginsburg y Morales, 1998	
(Yacimientos: Olival da Suzana y Quinta da Farinheira)	Pág. 337
<i>Plithocyon cf. barstowensis</i> (Frick, 1926)	
(Yacimientos: Courelas do Covão)	Pág. 346
Hemicyoninae indet.	
(Yacimientos: Olival da Suzana y Quinta da Farinheira)	Pág. 347
Material Suplementario	Pág. 351
3.7. Cuenca de Levante:	Pág. 354
Introducción	Pág. 355
<i>Hemicyon stehlini</i> Hürzeler, 1944	
(Yacimientos: Buñol)	Pág. 356
<i>Plithocyon cf. barstowensis</i> (Frick, 1926)	
(Yacimientos: Buñol)	Pág. 361
Hemicyoninae indet.	
(Yacimientos: Buñol)	Pág. 364
Hemicyonidae indet.	
(Yacimientos: Buñol)	Pág. 365
Material Suplementario	Pág. 369
Capítulo IV. Análisis Filogenético	Pág. 372
4.1. Introducción	Pág. 373
4.2. Caracteres y Estados	Pág. 374
4.3. Resultados y Discusión	Pág. 389

Capítulo V. Conclusiones	Pág. 397
1. Conclusiones Generales	Pág. 398
2. Conclusiones Sistemáticas	Pág. 398
3. Conclusiones Filogenéticas (Análisis de Máxima Parsimonia)	Pág. 398
4. Conclusiones Filogenéticas (Análisis Bayesiano)	Pág. 401
Bibliografía	Pág. 403

Abstract

Title: "Systematic and Phylogeny of the Miocene Hemicyonidae (Mammalia, Carnivora) from the Iberian Basins". Although the Hemicyonidae (Carnivora, Arctoidea) arise during the Oligocene-Miocene boundary they first appear in the Iberian Peninsula during the Lower Miocene (MN2). However, during the MN3 there is no fossil record of the group in the Iberian Peninsula because of the scarcity of sites of this age. From the MN4 to the MN7/8 the group suffered an important evolutive radiation, being very abundant in sites from all around the Iberian Peninsula. During the end of the Middle Miocene (MN7/8) the group suddenly disappears, but in the latest Miocene from Venta del Moro site (MN13) and in the Pliocene site of Alcoy Mina (MN14) the family reappears with the large-sized genus *Agriotherium*. The main objective of this work is the systematic revision of this carnivoran family, using morphological and metric information of the cranial fossil remains from continental basins of the Lower and Middle Miocene from Iberian Peninsula. To be able to carry out this objective, the following specific objectives have been taken into account: evaluate and compare the morphological and size variability of hemicyonids around the world; the taxonomic determination of hemicyonids from Iberian Peninsula; revise the taxa considered from others countries; select the more representative taxa and morphological characters to establish a phylogenetic analysis; and carry out a cladistic analysis of the latter, with the intention of resolving phylogenetic relations among different species that constitute the group Hemicyonidae.

In the systematic revision the fossil remains from twenty-seven sites of the Lower and Middle Miocene from Iberian Peninsula have been studied. This study was based on the description of the fossils, and their morphological and size comparison with taxa from others regions. Thus, 14 different taxa of the family have been determined in the Iberian Peninsula. Additionally, 9 European species, 3 North American, 2 Asian and 1 African have been reviewed. Furthermore, for first time two phylogenetic analysis have been performed, one of maximum parsimony and other Bayesian, using a matrix of data with 34 taxa from Eurasia, North America and Africa, and 44 morphological characters seen in the skull, dentition and in the mandibles.

As main conclusions, in the maximum parsimony analysis were calculated a strict consensus and a majority rule 50% consensus, with little differences among their cladograms. In the two tree obtained there is a dichotomy that it separates to *Phoberocyon* of the rest of Hemicyonidae and it could corroborate the division in two Subfamilies, Phoberocyoninae and Hemicyoninae, proposed by Ginsburg y Morales (1995). However, in this analysis the proposal of Ginsburg y Morales (1995, 1998) to include to *Plithocyon* within the Subfamily Phoberocyoninae is not endorsed and this genus is presented as a complex and paraphyletic taxon. The Subfamily Hemicyoninae would be constituted by two clades, one formed by the European species of *Plithocyon* y *Agriotherium* (Agriotherini) and other clade with *Dinocyon*, *Zaragocyon* y *Hemicyon* (Hemicyonini). In *Agriotherium*, *A. insignis* appears like a sister group of the species *A. sivalensis*, *A. africanum* and *A. roblesi*, grouped in a politomy. The clade Hemicyonini would be constituted by two linages. In the first, *Dinocyon thenardi* is included in a politomy with others forms attributed to *Hemicyon*, but in this relation it has been proposed: (1) to change the generic attribution of the species *Hemicyon teilhardi* to *Dinocyon teilhardi*, being the first record of *Dinocyon* in the Middle Miocene from Asia; (2) the species *Hemicyon mayoralii* from Tarazona de Aragón has been determined as *Dinocyon mayoral*, extending the

biochronological range of *Dinocyon* in Europe to the MN5; and (3) to change the assignments of *Hemicyon* sp. aff. *H. sansaniensis* from La Barranca and of *H. sansaniensis* from Manchones to *Dinocyon* aff. *mayorali*, and to determine to the unpublished material from Carpetana under this same denomination, being the first three localities of the MN6 with record of the genus *Dinocyon*. In the tree of the majority rule consensus the politomy in *Dinocyon* is weakly resolved, with a clade which groups to *D.* aff. *mayorali* from Manchones and Carpetana. The second lineage of Hemicyonini would be formed by two monophyletic groups. One that relates *Zaragocyon daamsi* with *Hemicyon gargan*, and that it may suggest that this last taxon could be considered a second species of *Zaragocyon*. And other one that includes to the European species of *H. stehlini* and *H. sansaniensis* of the studied sites.

In the Bayesian analysis three good supported nodes were obtained: one that separates *Phoberocyon* from *Dinocyon*, *Hemicyon*, *Zaragocyon*, *Plithocyon* and *Agriotherium*, keeping the dichotomy of Phoberocyoninae and Hemicyoninae. In Phoberocyoninae a new lineage appears formed by *Phoberocyon hispanicus* from Ramblar 3B and Loranca Arenas, resolving the politomy of the strict consensus. A second node groups the form from Manchones with the clade constituted by the rest of Hemicyoninae; and an third node that includes to the species of *Agriotherium*. The clade *Agriotherium* continues related to *Plithocyon*, and both *A. insignis* and *A. africanum* appear as sister groups of a new clade which groups to the fossils from Venta del Moro site and *A. sivalensis*. The politomies of the strict consensus in *Plithocyon* are resolved, but the relations between European and American taxa remain inconclusive. A part of fossils from La Retama are not grouped with the rest of European forms that in the strict consensus constituted the clade *H. sansaniensis*, but they appear as a basal sister group of a dichotomy which separates to the clade *Plithocyon* + *Agriotherium* of other formed by *H. stehlini*, *H. gargan* and Cetina de Aragón site. This last clade is divided in two linages, one with *H. stehlini* and the other one relates again to *H. gargan* with *Zaragocyon* from Cetina de Aragón. In this analysis, the forms of *D.* aff. *mayorali* from Manchones and Carpetana sites are not found grouped between them or neither with the others taxa attributed to the genus *Dinocyon*. And there is a dichotomy which groups to two linages, one with *D. mayorali* from Tarazona de Aragón and the taxon from La Barranca, and the other one which includes to *D. thenardi* and *D. teilhardi*.

Resumen

Título: “Sistemática y Filogenia de los Hemicyonidae (Mammalia, Carnivora) del Mioceno de las Cuencas Ibéricas”. Aunque los Hemicyonidae (Carnivora, Arctoidea) surgen durante el límite Oligoceno-Mioceno, aparecen por primera vez en la Península Ibérica durante el Mioceno inferior (MN2). Sin embargo, durante la MN3 no hay registro fósil del grupo en la Península Ibérica, debido a la escasez de yacimientos de esta edad. Desde la MN4 hasta la MN7/8 el grupo experimentó una importante radiación evolutiva, siendo muy abundantes en los yacimientos de toda la Península Ibérica. Durante el final del Mioceno medio (MN7/8) el grupo desaparece bruscamente, pero en el Mioceno terminal de Venta del Moro (MN13) y en el yacimiento plioceno de Alcoy Mina (MN14) la familia reaparece con el género de talla grande *Agriotherium*. El objetivo principal de este trabajo es la revisión sistemática de esta

familia de carnívoros, empleando la información morfológica y métrica de los restos fósiles craneales procedentes de las cuencas continentales del Mioceno inferior y medio de la Península Ibérica. Para poder llevar a cabo este objetivo, se han tenido en cuenta los siguientes objetivos específicos: evaluar y comparar la variabilidad morfológica y de tamaño de los hemiciónidos a nivel global; la determinación taxonómica de los hemiciónidos de la Península Ibérica; revisar los taxones considerados en otros continentes; seleccionar los taxones más representativos y los caracteres morfológicos para establecer un análisis filogenético; y realizar análisis cladístico, con la intención de resolver las relaciones filogenéticas entre las diferentes especies que constituyen el grupo Hemicyonidae.

En la revisión sistemática se han estudiado los restos fósiles de veintisiete yacimientos del Mioceno inferior y medio de la Península Ibérica. Este estudio se ha basado en la descripción de los fósiles, y en su comparación morfológica y de tamaño con los taxones de otras regiones. Así, se han determinado 14 taxones diferentes de la familia en la Península Ibérica. Adicionalmente se han revisado 9 especies europeas, 3 norteamericanas, 2 asiáticas y 1 africana. Además, se realizaron por primera vez dos análisis filogenéticos, uno de máxima parsimonia y otro Bayesiano, empleando una matriz de datos con 34 taxones procedentes de Eurasia, Norte América y África, y 44 caracteres morfológicos vistos en el cráneo, dentición y en las mandíbulas.

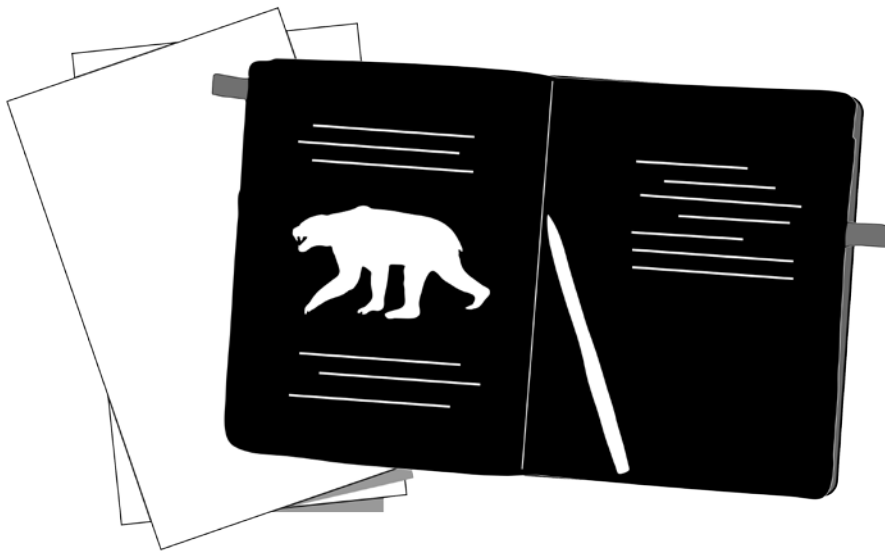
Como conclusiones principales, en el análisis de máxima parsimonia se calcularon un consenso estricto y un consenso “majority rule” al 50%, con pocas diferencias entre sus cladogramas. En los dos árboles obtenidos hay una dicotomía que separa a *Phoberocyon* del resto de los Hemicyonidae y que podría apoyar la separación en dos subfamilias, Phoberocyoninae y Hemicyoninae, propuesta por Ginsburg y Morales (1995). Sin embargo, en este análisis no se avala la propuesta de Ginsburg y Morales (1995, 1998) de incluir a *Plithocyon* dentro de la subfamilia Phoberocyoninae, y este género se presenta como un taxón complejo y parafilético. La subfamilia Hemicyoninae estaría constituida por dos clados, uno formado por las especies europeas de *Plithocyon* y *Agriotherium* (Agriotherini) y otro clado con *Dinocyon*, *Zaragocyon* y *Hemicyon* (Hemicyonini). En *Agriotherium*, *A. insignis* aparece como un grupo hermano de las especies *A. sivalensis*, *A. africanum* y *A. roblesi*, agrupadas en una politomía. El clado Hemicyonini estaría constituido por dos linajes. En el primero, *Dinocyon thenardi* está incluido en una politomía con otras formas atribuidas a *Hemicyon*, pero en esta relación se ha propuesto: (1) cambiar la atribución genérica de la especie *Hemicyon teilhardi* pasando a denominarse *Dinocyon teilhardi*, siendo el primer registro de *Dinocyon* en el Mioceno medio de Asia; (2) la especie *Hemicyon mayoralis* de Tarazona de Aragón pasa a determinarse como *Dinocyon mayoralis*, ampliándose el rango biocronológico de *Dinocyon* en Europa hasta la MN5; y (3) cambiar las asignaciones de *Hemicyon* sp. aff. *H. sansaniensis* de La Barranca y de *H. sansaniensis* de Manchones a *Dinocyon* aff. *mayoralis*, y determinar al material inédito de Carpetana bajo esta misma denominación, siendo las tres primeras localidades de la MN6 con registro del género *Dinocyon*. En el árbol del consenso “majority rule” la politomía en *Dinocyon* se resuelve débilmente, con un clado que agrupa a *D. aff. mayoralis* de Manchones y Carpetana. El segundo linaje de Hemicyonini estaría formado por dos agrupaciones monofiléticas. Una que relaciona a *Zaragocyon daamsi* con *Hemicyon gargan*, y que puede sugerir que este último taxón podría ser considerado una segunda especie de *Zaragocyon*. Y

otra que incluye a las especies europeas de *H. stehlini* y *H. sansaniensis* de los yacimientos estudiados.

En el análisis Bayesiano se obtuvieron tres nodos bien soportados: uno que separa a *Phoberocyon* de *Dinocyon*, *Hemicyon*, *Zaragocyon*, *Plithocyon* y *Agriotherium*, manteniéndose la dicotomía de Phoberocyoninae y Hemicyoninae. En Phoberocyoninae surge un nuevo linaje formado por los *Phoberocyon hispanicus* de Ramblar 3B y Loranca Arenas, resolviendo la politomía del consenso estricto. Un segundo nodo que agrupa a la forma de Manchones con el clado constituido por el resto de Hemicyoninae; y un tercer nodo que incluye a las especies de *Agriotherium*. El clado *Agriotherium* continua relacionándose con *Plithocyon*, y tanto *A. insignis* como *A. africanum* aparecen como grupos hermanos de un nuevo clado que agrupa a los fósiles de Venta del Moro y *A. sivalensis*. Se resuelven las politomías en *Plithocyon* del consenso estricto, pero las relaciones entre los taxones europeos y americanos siguen sin ser concluyentes. Una parte de los fósiles de La Retama no se agrupan con el resto de formas europeas que constituían el clado de *H. sansaniensis* en el consenso estricto, sino que aparecen como un grupo hermano basal de una dicotomía que separa al clado *Plithocyon* + *Agriotherium* de otro formado por *H. stehlini*, *H. gargan* y Cetina de Aragón. Este último clado se divide en dos linajes, uno con *H. stehlini* y el otro relaciona de nuevo a *H. gargan* con *Zaragocyon* de Cetina de Aragón. En este análisis, las formas de *D. aff. mayoralis* de Manchones y Carpetana no aparecen agrupadas entre ellas ni con los otros taxones atribuidos al género *Dinocyon*. Y hay una dicotomía que agrupa a dos linajes, uno constituido por *D. mayoralis* de Tarazona de Aragón y el taxón de La Barranca, y otro que incluye a *D. thenardi* y *D. teilhardi*.

Capítulo I

Introducción



1. Introducción

Los Hemicyonidae son un grupo extinto de carnívoros arctoideos con una distribución principalmente Holártica desde el Oligoceno superior hasta el Mioceno superior temprano, siendo comunes en Eurasia (Lartet, 1851; Jourdan, 1861; Toulou, 1884a,b; Mayet, 1908; Colbert, 1939; Hürzeler, 1944; Ginsburg, 1955, 1961, 1980; Qiu et al., 1986; Ginsburg y Morales, 1998; Astibia et al., 2000; Kordikova et al., 2000; Bonis, 2013; Abella et al., 2014), Norte América (Frick, 1926; Colbert, 1941; Tedford y Frailey, 1976; Hunt, 1998; Samuels et al., 2009; Wang et al., 2009), y África (Hendey, 1980; Schmidt-Kittler, 1987; Morales et al., 2005; Werdelin y Peigné, 2010). Durante bastante tiempo los hemiciónidos, junto con otro grupo de carnívoros contemporáneos, los anficiónidos (Hunt, 2002; Morales et al., 2015), fueron clasificados como cánidos ya que la morfología de los dientes, es bastante similar a la de este último grupo (Hunt, 1998). A diferencia de los anficiónidos, los hemiciónidos reducen el número de molares superiores a dos, como en los cánidos, pero en sus mandíbulas desarrollan una fosa premasetérica que es diagnóstica del grupo (ausente sólo en las formas temporalmente más antiguas). Ningún otro grupo de carnívoros fósil ni actual presenta esta fosa, a excepción de los úrsidos tremarctinos, aunque en estos la fosa está más restringida a la parte más caudal de la mandíbula. Durante el Gran Intercambio Biótico Americano (Plio-Pleistoceno) (Marshall et al., 1982; Stehli y Webb, 1985; Woodburne, 2010), los tremarctinos pudieron haber tenido una gran competencia con otros grandes carnívoros, lo que pudo llevarles a especializarse en una dieta más herbívora (Figueirido y Soibelzon, 2010). Sorkin (2006) considera que la fosa premasetérica esta asociada con este herbivorismo y que su desarrollo está relacionado con el incremento de la talla del músculo *zigomaticomandibularis*. Es cierto que en otros úrsidos como el panda gigante (*Ailuropoda melanoleuca*), el músculo *zigomaticomandibularis* está muy desarrollado para permitirles masticar vegetales fibrosos y duros con facilidad (Abella, 2011), pero carece de la fosa premasetérica. En las disecciones realizadas por Davis (1955) y recientemente por miembros del MNCN-CSIC de Madrid en el MAV en *Tremarctos ornatus*, curiosamente no se observó ningún tipo de músculo en la fosa premasetérica, por lo que esta estructura mandibular aún sigue siendo desconocida.

1.1. Antecedentes sobre los hemiciónidos

La historia de la Sistemática de los hemiciónidos se remonta hasta 1836, cuando los paleontólogos P.T. Cautley y H. Falconer describieron unos restos hallados en los depósitos supuestamente de edad Plioceno de la Cordillera de los Siwalik (India), bajo el nombre de *Ursus sivalensis*. Un año más tarde, A. Wagner consideró que la dentición de este taxón no correspondía con la típica del género *Ursus* y lo sustituyó por el de *Agriotherium*. Posteriormente, Owen en el año 1845 asignó este material a *Hyaenarctos sivalensis*, aunque en 1868 P.T. Cautley y H. Falconer cambian este género a la categoría de subgénero, *Ursus* (*Hyaenarctos*) *sivalensis*. Actualmente, *Hyaenarctos* se considera un género nulo según el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, y los ejemplares atribuidos a éste, pasaron a clasificarse como *Agriotherium* e *Indarctos* Pilgrim, 1913. Como ursoideos de talla grande, los dientes aislados de *Agriotherium* e *Indarctos* han sido numerosas veces mal determinados, en uno u otro género, ya que estos presentan numerosas similitudes morfológicas. No obstante,

la presencia de una fosa premasetéica en *Agriotherium*, así como otros caracteres de los esqueletos craneal y postcraneal, podrían relacionarlo más con los hemiciónidos que con los úrsidos. En 1851, E. Lartet creó el género *Hemicyon* y la especie tipo *H. sansaniensis*, para referirse a unos restos hallados en Sansan (Francia), que según el autor eran más cercanos en talla y morfología a las de un lobo o un perro, e incluso a un mustélido. En 1955, L. Ginsburg rechazó la idea de J. Hürzeler (1944) y E. Thenius (1949) de separar las especies de *Hemicyon* en una nueva forma, *Harpaleocyon*. Sin embargo, estas especies las incluye dentro de dos nuevos géneros, *Phoberocyon* y *Plithocyon*. En 1861, C. Jourdan describe varios restos de La Grive-Saint-Alban (Francia) considerados de dos cánidos, *Dinocyon thenardi* y *Cephalogale geoffroyi*. En 1926, el paleontólogo americano Childs Frick crea la subfamilia Hemicyoninae, en la que agrupa a los géneros *Hemicyon*, *Dinocyon*, *Hyaenarctos* y *Ursavus* Schlosser, 1899. En la clasificación de mamíferos de Simpson (1945, Pág. 110), Hemicyoninae se incluye como sinónimo de la nueva subfamilia Amphicyonodontinae, dentro de la familia Canidae. Esta subfamilia reúne, entre otros, a los géneros *Cephalogale*, *Hemicyon* y *Dinocyon*. En 1995, L. Ginsburg y J. Morales publican material de un nuevo hemicionino endémico de la Península Ibérica, *Zaragocyon daamsi*, y crean la subfamilia Phoberocyoninae dentro de la familia Ursidae Fischer de Waldheim, 1817, en la que incluyen al nuevo género *Phoberogale*, *Phoberocyon* y *Plithocyon*. Por otro lado, la subfamilia Hemicyoninae reúne a *Cephalogale geoffroyi*, *Zaragocyon*, *Hemicyon* y *Dinocyon*.

Dos años más tarde, M. C. McKenna y S. K. Bell publican una clasificación de mamíferos, donde la subfamilia Hemicyoninae de Frick adquiere el rango de familia Hemicyonidae, agrupando a los géneros: *Cephalogale*, *Zaragocyon*, *Hemicyon*, *Agriotherium* y *Dinocyon*. Los géneros *Harpaleocyon*, *Phoberocyon* y *Plithocyon* se consideran como sinónimos de *Hemicyon*. Además, la familia queda incluida en la superfamilia Ursoidea Fischer de Waldheim, 1817. En 1998, L. Ginsburg y J. Morales llevan a cabo una exhaustiva revisión del grupo, considerando dos subfamilias: (1) Phoberocyoninae con los géneros (*Phoberogale*, *Phoberocyon* y *Plithocyon*); y (2) Hemicyoninae con (*Cephalogale geoffroyi*, *Zaragocyon*, *Hemicyon* y *Dinocyon*). En este trabajo no se habla de Hemicyonidae si no de Ursidae. En 2013, L. de Bonis vuelve a considerar a la familia Ursidae, y dentro esta a la subfamilia Hemicyoninae compuesta por tres tribus: (1) Hemicyonini; (2) Phoberocyonini; y (3) Cephalogalini, reuniendo a varios géneros del Oligoceno superior del yacimiento de Las fosforitas de Quercy (Francia) [*Cephalogale*, *Adelpharctos* Bonis, 1971, *Filholictis*, *Phoberogale* y *Cyonarctos*]. En 2014, J. Abella y colaboradores subdividen a la superfamilia Ursoidea en dos familias: (1) Hemicyonidae con las subfamilias Phoberocyoninae y Hemicyoninae; y (2) Ursidae, en la que los géneros *Ursavus* y *Ballusia* Ginsburg y Morales, 1998 son incluidos como Ursidae *incertae sedis*. A falta de una filogenia, no se ha podido llegar a un consenso en las relaciones de este grupo. La hipótesis de partida para este trabajo se muestra en la Figura 1.

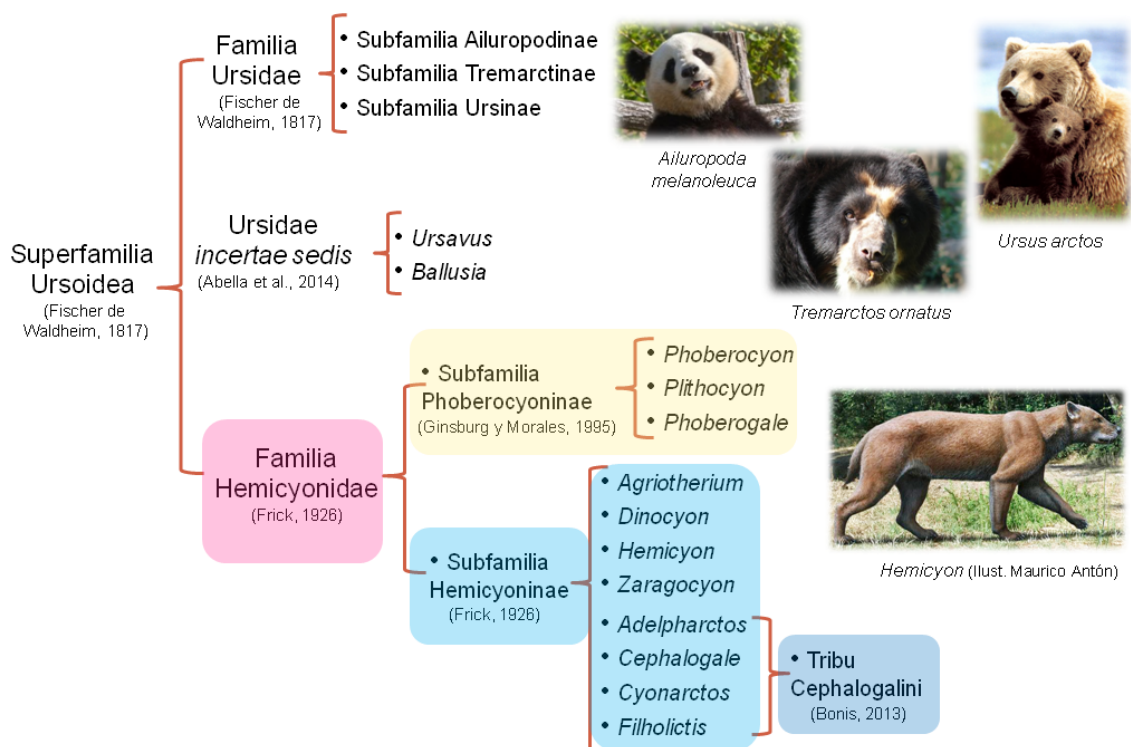


Fig. 1. Resumen e hipótesis de partida para este trabajo.

1.2. El registro fósil mundial de hemiciónidos

Los registros más antiguos que se tiene de la familia Hemicyonidae se clasifican dentro de *Cephalogale*, del Oligoceno superior de Las fosforitas de Quercy (Francia) (Filhol, 1882; Bonis, 1971, 2011, 2013) y en el Oligoceno inferior de Saint Jacques (China) (Wang y Qiu, 2003). En Norte América, los especímenes atribuidos a este género están sin estudiar y su rango biocronológico es más moderno, desde el Arikareano superior [~21-20 Ma, equivalente a la MN2 de Mein (1975)] hasta el Hemingfordiense inferior (~20-18, MN3, Mioceno inferior) (Hunt, 1998; Qiu, 2003).

En el Mioceno de Europa se encuentran los representantes más antiguos de las dos subfamilias de hemiciónidos (Phoberocyoninae y Hemicyoninae), *Phoberocyon hispanicus* Ginsburg y Morales, 1998 de Loranca y el taxón endémico de la Península Ibérica, *Zaragocyon daamsi* Ginsburg y Morales, 1995 de Cetina de Aragón, ambos de la MN2 (22,8-20 Ma). En Norte América el registro más temprano es en el Hemingfordiense de Thomas Farm, Florida (19-18 Ma, MN3) con *Phoberocyon johnhenryi* (White, 1947) (Tedford y Frailey, 1976), mientras que en Asia, los taxones más antiguos son de la MN3-5, con *Phoberocyon youngi* (Chen, 1981) de Shanwang, Shandong (China) (Qiu et al., 1986; Qiu y Qiu, 2013) y *Phoberocyon akhmetievi* Kordikova et al., 2000 de Aktau Mountains (Kazakhstan). El registro fósil indica que los hemiciónidos vivieron hasta la MN9 (Mioceno superior), tanto en Eurasia (*Dinocyon thenardi* de Gau-Weinheim en Alemania y de Draßburg en Austria) como en Norte América (con *Hemicyon barbouri* Colbert, 1941 de Nebraska) (Zapfe, 1951; Tobien, 1955; Hunt, 1998).

Durante el Messiniense (Mioceno superior), el estrecho Gibraltar pudo haber jugado un papel importante en el progresivo cierre de la conexión Mar Mediterráneo-Océano Atlántico, hasta posiblemente completar la desecación de la zona Mediterránea (Aguirre, 2003; Agustí et al., 2006; Gibert et al., 2013). La presencia del múrido *Paraethomys*, el camélido *Paracamelus*, el hipopotámido *Hexaprotodon*, el suido *Propotamochoerus* y el ursoideo *Agriotherium* en yacimientos del Sur de España como Librilla (Alberdi et al., 1981b), Arenas del Rey (Aguirre, 1963; Alberdi y Boné, 1978), Venta del Moro (Morales y Aguirre, 1976; Morales et al., 1980; Morales, 1984; Montoya et al., 2006b) o Alcoy (Montoya et al., 2006a), problemáticamente indicarían una entrada de estos taxones desde África (Pickford et al., 1995; Agustí et al., 2006). En el caso del controvertido género *Agriotherium*, la especie más antigua conocida es *A. inexpectans* Qiu et al., 1991 de Jiegou (China) (Ogino et al., 2011), por lo que cabría pensar que este ursoideo fuera un inmigrante euroasiático en Norte América y simultáneamente en Europa Occidental y África (Hunt, 1998; Qiu, 2003; Aguirre, 2003; Agustí et al., 2006). En África el registro de hemiciónidos es muy escaso, limitándose a una carnícora superior aislada de *Hemicyon* del Mioceno inferior de Rusinga (Kenia) (Schmidt-Kittler, 1987, Pág. 92). Por otro lado, en el rango estratigráfico Mioceno terminal-Plioceno temprano de este continente se ha hallado bastante material de dos especies de *Agriotherium* (Werdelin y Peigné, 2010), *A. africanum* Hendey, 1972 (Hendey, 1972, 1980; Howell, 1987) y *A. aequatorialis* Morales, Pickford y Soria 2005 (Petter et al., 1994; Morales et al., 2005).

1.3. Hemicyonidae de la Península Ibérica

El registro fósil más antiguo que se tiene de hemiciónidos en la Península Ibérica es en la biozona Y (Mioceno inferior, MN2), con *Zaragocyon daamsi* del yacimiento de Cetina de Aragón (Ginsburg y Morales, 1995), y en la biozona Z (Mioceno inferior, MN2) con *Phoberocyon hispanicus* de las localidades de Loranca Arenas y Ramblar 3B (Figs. 2 y 3). En la MN3, no hay registro de este grupo en la Península, mientras que en el resto de Europa sí (Abella et al., 2014), con los géneros *Phoberocyon* [*Phoberocyon dehmi* (Ginsburg, 1955); *P. aurelianensis* (Mayet, 1908)], *Plithocyon* (*Plithocyon bruneti* Ginsburg, 1980) y *Hemicyon* (*Hemicyon gargan* Ginsburg y Morales, 1998). Durante el Aragoniense (MN4-MN7/8) el grupo experimenta un gran crecimiento (Abella et al., 2014; Morales et al., 2015), con siete especies reconocidas actualmente (Fig. 2). La causa de esta radiación podría deberse a una mejor adaptación del grupo a condiciones cálidas y áridas como las que se dieron hace 17-15 Ma (MN4-MN5) durante el Óptimo Climático Mioceno (Van der Meulen y Daams, 1992; Alcalá et al., 2000; Hernández Fernández et al., 2003; Figueirido et al., 2012). Durante el final del Aragoniense superior (MN 7/8) el grupo sufre una extinción local (Abella et al., 2014; Morales et al., 2015), con tan sólo dos especies registradas (Fig. 2). Abella et al. (2014) asocian este declive con la primera aparición de los úrsidos, como *Kretzoiarctos* (Abella et al., 2012), hiénidos y félidos machairodontinos (Morales et al., 2004, 2015; Salesa et al., 2010), problemáticamente debido a un cambio hacia condiciones más húmedas y frías en la Península Ibérica (Van der Meulen y Daams, 1992; Alcalá et al., 2000; Hernández Fernández et al., 2003; Figueirido et al., 2012). Desde la MN9 hasta la MN12 (Vallesiense-Turolense, Mioceno superior), no hay registro de Hemicyonidae en la Península. No obstante, en el yacimiento mioceno terminal de Venta del Moro (MN13) y en el yacimiento plioceno de Alcoy Mina

(MN14) aparece el posible último representante de la familia, con el género *Agriotherium* (Morales y Aguirre, 1976; Morales, 1984; Montoya et al., 2006a, b; Morales et al., 2011) (Figs. 2 y 3).

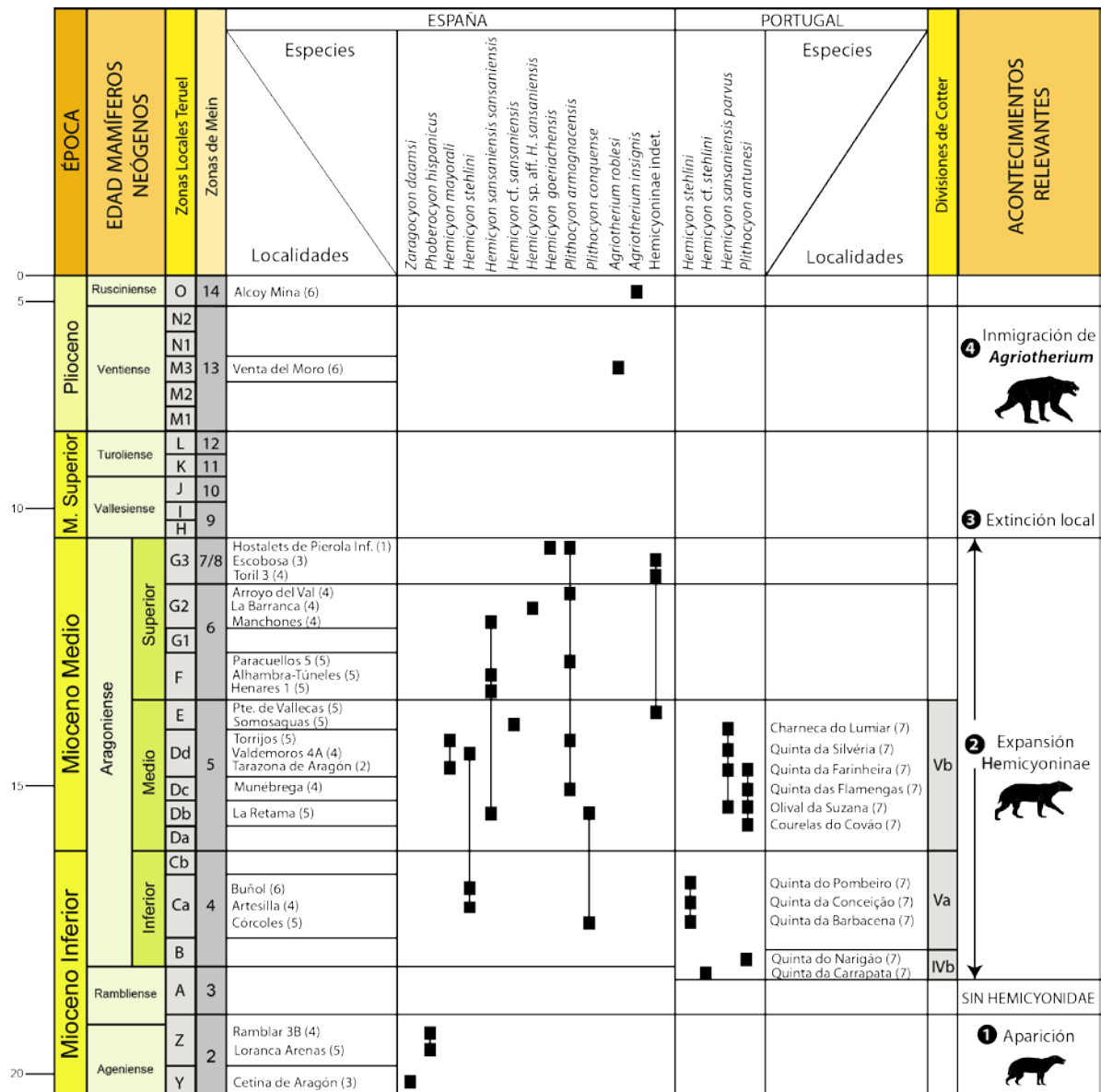


Fig. 2. Síntesis del conocimiento de los Hemicyonidae de la Península Ibérica, publicados hasta la actualidad. Referencias: Gervais (1852); Morales y Aguirre (1976); Morales y Soria (1985); Ginsburg y Antunes (1995); Fraile et al. (1997); Ginsburg y Morales (1995, 1998); Astibia et al. (2000); Salesa y Morales (2000); Montoya et al. (2006a); Peigné et al. (2006); Abella et al. (2014). (nº): número de la Cuenca a la que pertenece la localidad: 1, Vallès-Penedès; 2, Ebro; 3, Duero; 4, Calatayud-Teruel; 5, Tajo; 6, Levante; y 7, Lisboa. Se indican de izquierda a derecha, las zonas de mamíferos neógenos (MN) creadas por Mein (1975), las zonas locales propuestas por Daams y Freudenthal (1981), y las divisiones estratigráficas definidas por Cotter (1903-1904) para el Mioceno de Lisboa. Estas últimas fueron correlacionadas con las MN.

1.4. Paleontología Sistemática

La clasificación que se presenta hasta el nivel de familia es la propuesta por Mckenna y Bell (1997). Los niveles taxonómicos inferiores, así como sus diagnósicos se han realizado a partir de los resultados obtenidos en el análisis filogenético del presente trabajo. En estas diagnósicos también se incluyen otros caracteres que han sido descartados en el análisis, principalmente del cráneo y de las mandíbulas, ya que pese a ser relevantes para conocer la variabilidad de los Hemicyonidae solo se pueden reconocer en pocos fósiles.

Clase Mammalia Linnaeus, 1758

Orden Carnivora Bowdich, 1821

Suborden Caniformia Kretzoi, 1943

Infraorden Arctoidea Flower, 1869

Parvorden Ursida Tedford, 1976

Superfamilia Ursoidea Fischer de Waldheim, 1817

Familia Hemicyonidae Frick, 1926

Diagnósis según Abella et al. (2014): Ursoidea caracterizados por una dentición más primitiva y completa que la de los Ursidae; con premolares desarrollados; una crístida lingual en el p4; carniceras relativamente más cortantes y más grandes que en Ursidae; protocono del P4 en posición mesial; talónido pequeño en el m1; molares superiores siempre más anchos que largos; y presencia de una fosa premasetéica en los taxones más derivados.

Diagnósis enmendada: caracteres compartidos con Ursidae: muralla ósea caudal al M2 vertical; foramen palatino caudal en posición caudal, con respecto al origen rostral del arco cigomático; procesos mastoideos muy desarrollados y proyectados en sentido rostral; procesos paraoccipitales muy desarrollados y proyectados en sentido caudal; crestas nucales muy proyectadas lateralmente; cresta sagital con mayor desarrollo en la región caudal, excepto *Ailuropoda melanoleuca* que lo alcanza en posición más rostral; sin M3; proceso coronoides con fuerte inclinación en sentido caudal; y la crístida lingual en el p4 también está presente en Ursidae y, al menos en hemiciónidos, no siempre está presente.

Caracteres diferentes de Ursidae, además de los diagnosticados por Abella et al. (2014): muralla ósea caudal al M2 mucho más ancha; cresta sagital bastante más desarrollada, salvo *A. melanoleuca*; la fosa premasetéica también se observa en úrsidos tremarctinos, como *Tremarctos ornatus*, pero en hemiciónidos esta fosa es, en general, mucho más estrecha dorsoventralmente y su extensión rostral es mayor (hasta el m1 ó el m2); hueso palatino sólo se extiende hasta el M2, al igual que *A. melanoleuca*; serie dental superior e inferior con recorrido mucho más curvado; el protocono del P4 efectivamente ocupa una posición más mesial, si se compara con Ursidae, pero para evitar confusiones con una posición significativamente mesial como en cánidos o amphiciónidos, sería más preciso decir que esta

cúspide ocupa una posición media, con respecto al paracono; crista media de los molares superiores formada por protocono y metacónulo, e hipocono en posición mucho más distolingual; M2 sin talón distal; metacono del M2, en general, bastante desplazado hacia la región lingual, con respecto al paracono; el tamaño de las carniceras es cierto que son mucho más grandes que en Ursidae, pero en *A. melanoleuca* el desarrollo es similar y el talónido del m1 es igual de pequeño; m2 y m3 mucho menos desarrollados y talónidos más pequeños, pero la longitud del talónido de ambos molares recuerda bastante a *A. melanoleuca*.

Subfamilia Hemicyoninae Frick, 1926

Diagnosis en Frick, 1926. Este autor propone una serie de caracteres de “Hemicyoninae”, entre los que se incluyen bastantes que deberían ser considerados más propios de Hemicyonidae.

Diagnosis enmendada: fosa premasetérica extendida rostralmente hasta el m1; protocono del P4 moderadamente proyectado; metacónulo o rama distal de la crista media del M1 robusto; cúspide distal accesoria en p1-p3 muy reducida o prácticamente ausente; cúspide distal accesoria en p4 ausente; cuenca del talónido del m1 inclinada en sentido distal; muralla lingual del talónido del m1 alta; constricción labial del m1 muy débil o prácticamente sin constricción; y en el lado lingual del talónido del m1, cúspide mesial más grande y más alta que la distal.

Género *Hemicyon* Lartet, 1851

Diagnosis: caninos lejos del P4; fosa premasetérica extendida rostralmente hasta el m1; P4 sin parastilo ó muy poco desarrollado; protocono moderadamente alto y acortado mesodistalmente; protocono del M1 muy bajo y grácil; metacónulo del M1 muy alto y robusto; metacono del M2 bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono; premolares inferiores sin cúspide distal accesoria; p4 elíptico y sin crístida distolingual; metacónido del m1 bastante desarrollado y en posición distal, con respecto al protocónido; cúspides linguales del talónido del m1 muy bajas, con cúspide mesial más grande y más alta que la distal; muralla lingual del talónido del m1 alta; hipocónido del m1 bajo, grácil y en posición mesial; constricción labial del m1 muy débil; cuenca del talónido del m1 inclinada en sentido distal; paracónido del m2 reducido; cúspides linguales del talónido del m2 muy bajas; muralla lingual del talónido del m2 alta; e hipocónido del m2 grácil y en posición distal.

Especie tipo: *Hemicyon sansaniensis* Lartet, 1851

Lectotipo: MNHN.F.Sa 226, fragmento de hemimandíbula izquierda con p3-m3, figurado por Filhol (1891, Pl. VIII, Figs. 1 y 5) y Ginsburg (1961, Pl. VIII, Fig. 1)

Localidad tipo: Sansan, Francia

Edad: Mioceno medio, MN6

Diagnosis (Fig. D1): lado mesolabial del paracono del P4 muy abombado; protocono del P4 moderadamente proyectado y sentido de proyección distal ó mesial; M1 subcuadrado ó subrectangular; extremo mesolingual del M1 moderadamente desarrollado; lado mesial del M1 con su parte labial muy inclinada en sentido distal, y su parte lingual prácticamente perpendicular al lado labial del diente; lado distal del M1 bastante inclinado en sentido mesial; protocono del M2 muy bajo y grácil; metacónulo o la rama distal de la crista media del M2 muy bajo y grácil; p4 sin cúspide distal accesoria; protocónido del m2 muy alto; hipocónido del m2 alto; y cuenca del talónido del m2 inclinada en sentido distal.

***Hemicyon stehlini* Hürzeler, 1944**

Holotipo: No.969, hemimandíbula izquierda con p4-m2, figurada por Stehlin y Helbing (1925, Fig. 7a, b, c) y Hürzeler (1944, Figs. 10-12)

Localidad tipo: Ponlevoy, Francia

Edad: Mioceno medio, MN5

Diagnosis (Fig. D2): foramen infraorbitario a la altura del extremo mesial del P4; límite rostral de las órbitas extendido hasta el M1; proceso articular por encima del nivel de la serie dental (p4-m2); lado mesolabial del paracono del P4 muy abombado; protocono del P4 acortado mesodistalmente, moderadamente proyectado y sentido de proyección mesial; M1 subcuadrado ó subrectangular; metacónulo del M1 muy alto y robusto; extremo mesolingual del M1 poco desarrollado; lado mesial del M1 bastante inclinado en sentido distal; lado distal del M1 muy poco inclinado en sentido mesial ó prácticamente perpendicular al lado labial, o bien, inclinado ligeramente en sentido mesial en la zona labial, para luego inclinarse aún más en sentido mesial en la región lingual; protocono del M2 muy bajo y grácil; rama distal de la crista media del M2 grácil; p4 puede presentar una cúspide distal reducida o vestigial; protocónido del m2 moderadamente alto; hipocónido del m2 bajo; cuenca del talónido del m2 inclinada en sentido mesial ó distal.

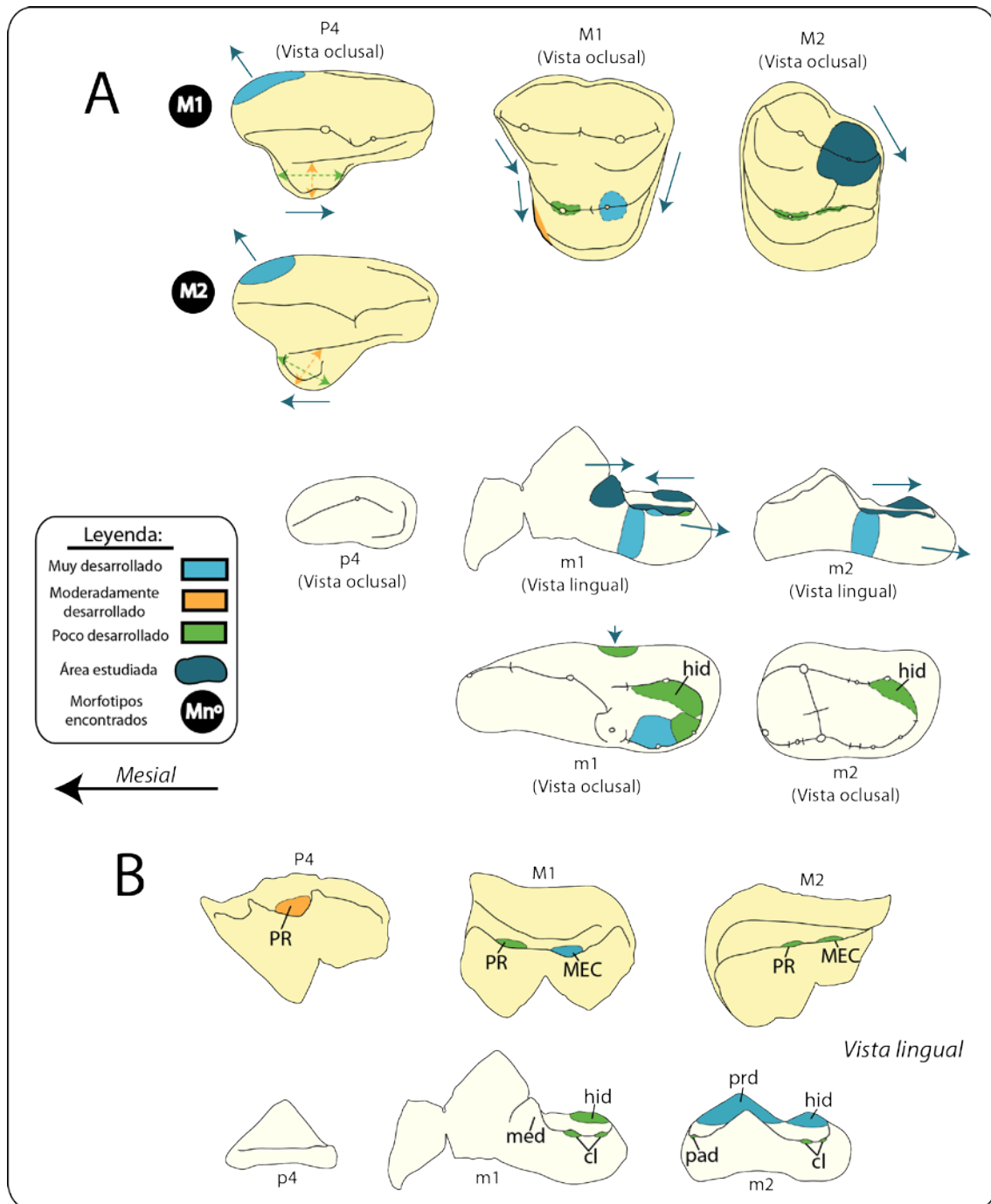


Fig. D1. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Hemicyon sansaniensis* según los ejemplares estudiados de El Cañaveral (CAÑ), Henares 1 (H1), La Retama (RET), Sansan y de Simorre. A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

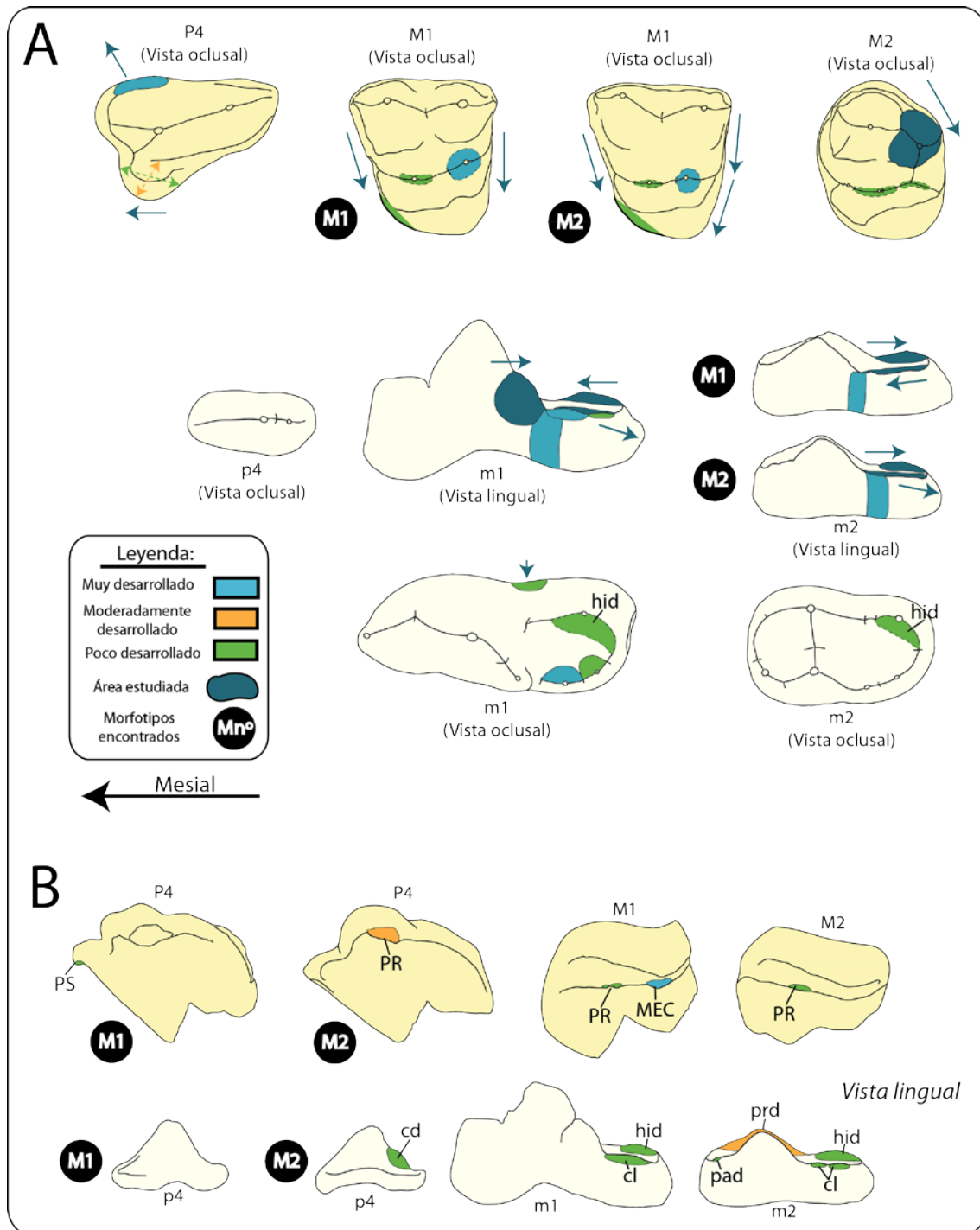


Fig. D2. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Hemicyon stehlini* según los ejemplares estudiados de Artesilla (AR), Els Casots (EC), Quinta da Farinheira (QF), Buñol (BÑ), Pontlevoy y de Montréal du Gers. A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

Hemicyon gargan Ginsburg y Morales, 1998

Holotipo: Fs 6412, fragmento de maxilar izquierdo con P4-M2, figurado por Ginsburg y Morales (1998, Fig. 29)

Localidad tipo: Noyant-sous-le-Lude, Francia

Edad: Mioceno inferior, MN3

Diagnosis en Ginsburg y Morales, 1998

Diagnosis enmendada (Fig. D3): Hemicyoninae de talla pequeña; protocono del P4 acortado, muy proyectado y sentido de proyección mesial; protocono del P4 con una cúspide mesial accesoria reducida; M1 subcuadrado; extremo mesolingual del M1 poco desarrollado; metacónulo del M1 muy alto y robusto; lado mesial del M1 bastante inclinado en sentido distal; lado distal del M1 inclinado en sentido distal en la zona labial e inclinado en sentido mesial hacia la región lingual.

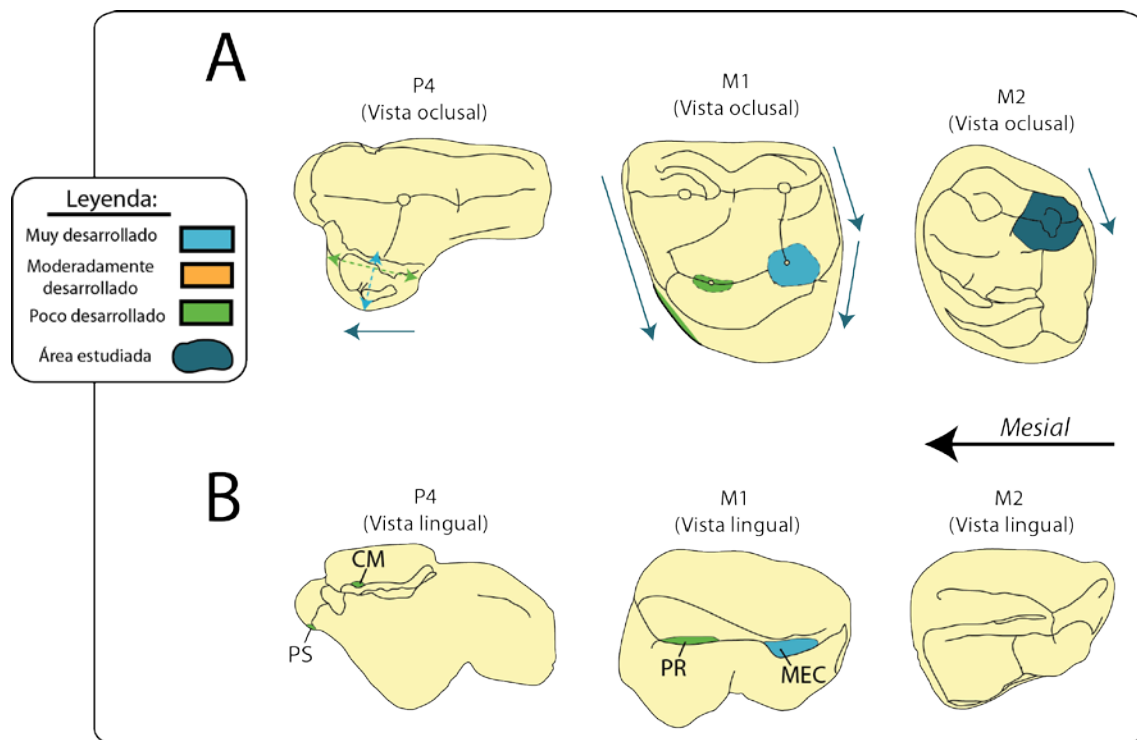


Fig. D3. Caracteres de la dentición superior de *Hemicyon gargan* según los ejemplares estudiados de Noyant-sous-le-Lude y de Pont-Boutard. A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

Género *Dinocyon* Jourdan, 1861

Diagnosis: caninos lejos del P4; forámenes infraorbitarios a la altura del extremo mesial del P4; meatos auditivos externos largos; fosa premasetérica extendida rostralmente hasta el m1; proceso articular por encima del nivel de la serie dental (p4-m2); dentición superior e inferior robusta; protocono del P4 alargado mesodistalmente y sentido de proyección distal;

protocono del M1 muy bajo y grácil; metacónulo del M1 muy bajo; metacónido del m1 bastante desarrollado y en posición distal, con respecto al protocónido; cuenca del talónido del m1 inclinada en sentido distal; constricción labial del m1 muy débil; cúspides linguales del talónido del m1 altas; paracónido del m2 moderadamente desarrollado; protocónido del m2 muy alto; hipocónido del m2 alto, robusto y en posición distal.

Especie tipo: *Dinocyon thenardi* Jourdan, 1861

Holotipo: MHNL LGR 1385, hemimandíbula derecha con m1-m3, figurado por Filhol (1881, Pl. III, Figs. 4 y 5)

Localidad tipo: La Grive-Saint-Alban, Francia

Edad: Mioceno medio, MN7/8

Diagnosis (Fig. D4): M1 subrectangular; protocono del M1 grácil; metacónulo del M1 grácil ó robusto; extremo mesolingual del M1 poco desarrollado; lado mesial del M1 con la parte mesolabial muy inclinada en sentido distal y la mesolingual prácticamente perpendicular al lado labial; lado distal del M1 bastante inclinado en sentido mesial; muralla lingual del talónido del m1 alta; cuenca del talónido del m2 inclinada en sentido distal; muralla lingual del talónido del m2 alta.

Dinocyon mayoralis (Astibia, Morales y Ginsburg, 2000)

2000-*Hemicyon mayoralis* Astibia, Morales y Ginsburg, Pl. I, Figs.1-3

Holotipo: MPZ 2000/3569 (TE.572), fragmento anterior de cráneo con P2-M2 derechos y P3-M2 izquierdos, figurado por Astibia et al. (2000, Pl. I, Fig.1) y en el presente trabajo (Fig. 63).

Localidad tipo: Tarazona de Aragón, España

Edad: Mioceno medio, MN5

Diagnosis en Astibia, Morales y Ginsburg, 2000

Diagnosis enmendada (Fig. D5): protocono del P4 muy poco proyectado; M1 subcuadrado; metacónulo del M1 robusto; extremo mesolingual del M1 poco desarrollado; lado distal del M1 muy poco inclinado en sentido mesial; paracono y metacono del M2 situados al mismo nivel; protocono del M2 muy bajo y robusto; muralla lingual del talónido del m2 alta; y cuenca del talónido del m2 inclinada en sentido mesial.

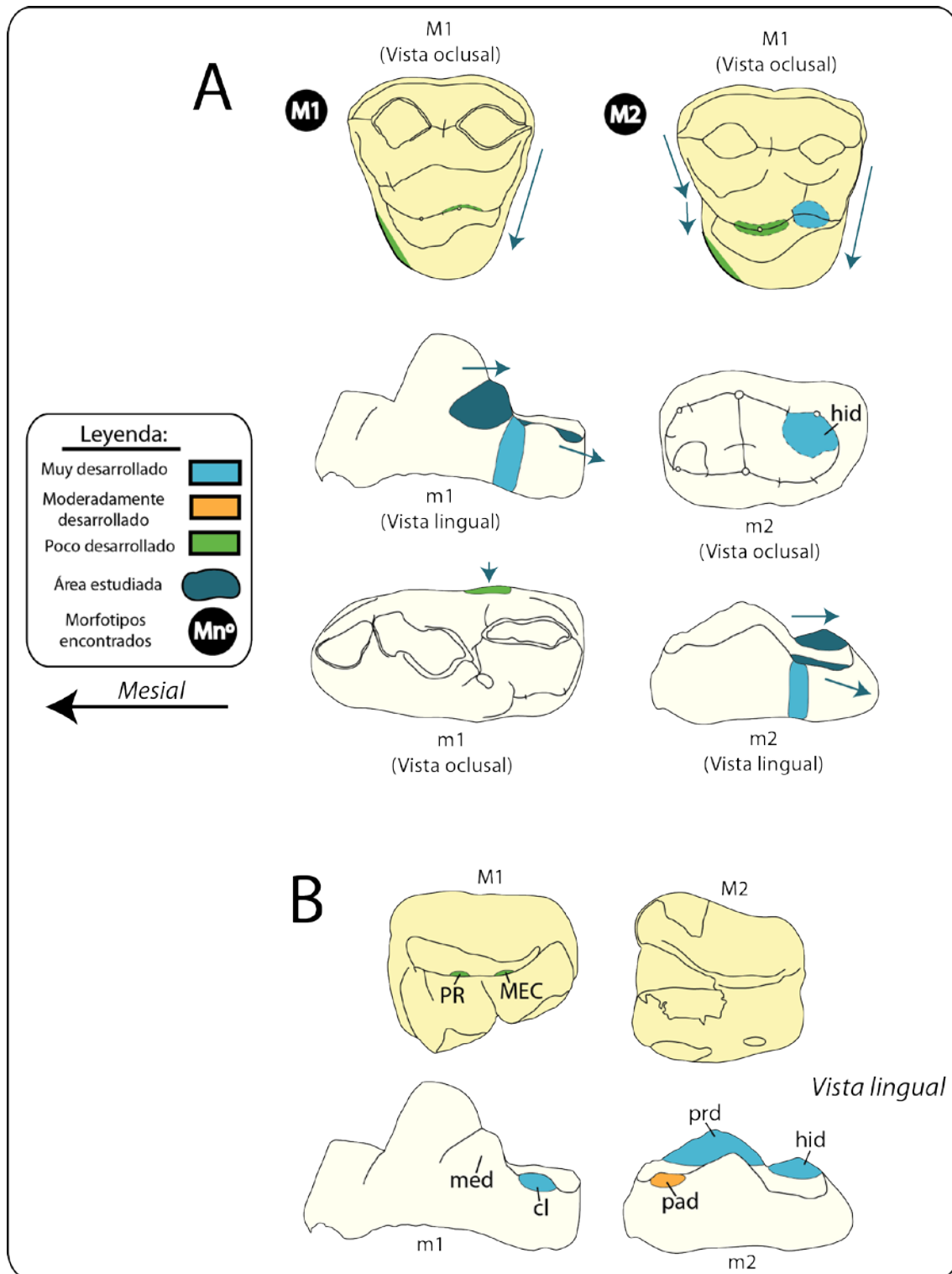


Fig. D4. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Dinocyon thenardi* según los ejemplares estudiados de La Grive-Saint-Alban y de Poysbrunn. A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

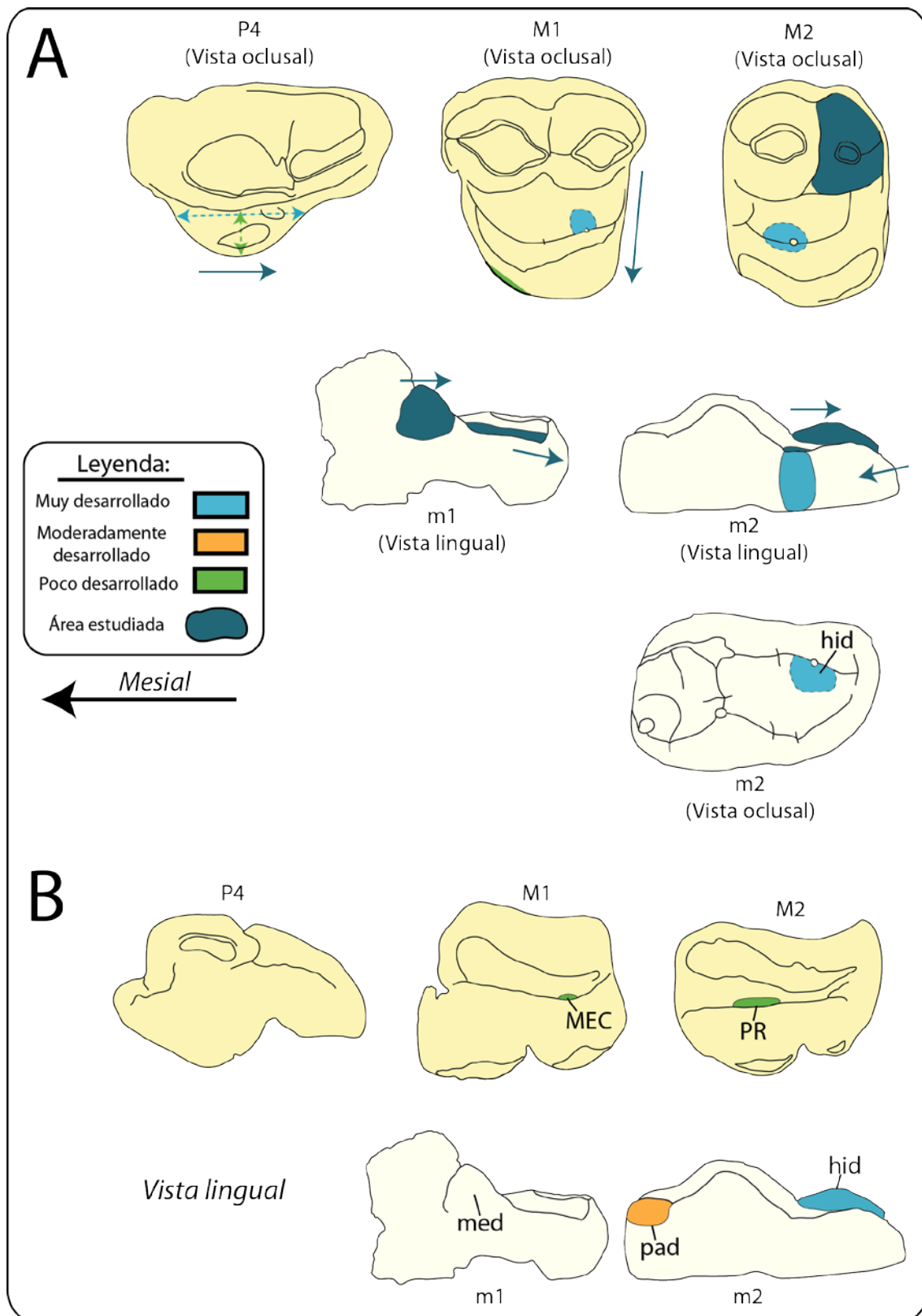


Fig. D5. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Dinocyon mayoralii* de Tarazona de Aragón (TA). A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

Dinocyon aff. mayoralii (Astibia, Morales y Ginsburg, 2000)

Localidades: Valdemoros 4A, Puente de Vallecas, Carpetana, Manchones y La Barranca, España

Edad: Mioceno medio, MN5-MN6

Diagnosis (Fig. D6): bulas timpánicas triangulares; lado mesolabial del paracono del P4 muy abombado; P4 sin parastilo; protocono del P4 moderadamente proyectado; M1 subrectangular; metacónulo del M1 grácil ó robusto; extremo mesolingual del M1 moderadamente desarrollado; lado mesial del M1 con su parte mesolabial muy inclinada en sentido distal, y la parte mesolingual es prácticamente perpendicular al lado labial del diente; lado distal del M1 bastante inclinado en sentido mesial; metacono del M2 bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono; protocono del M2 muy bajo y grácil; metacónulo o rama distal de la crista media del M2 muy bajo y grácil; premolares inferiores sin cúspide distal accesoria; p4 elíptico; hipocónido del m1 bajo, grácil y situado en posición mesial; muralla lingual del talónido del m1 baja; lado lingual del talónido del m1, con cúspide mesial más grande y más alta que la distal; muralla lingual del talónido del m2 baja; cúspides linguales del talónido del m2 altas; y cuenca del talónido del m2 inclinada en sentido mesial ó distal.

Dinocyon teilhardi (Colbert, 1939)

1939-*Hemicyon teilhardi* Colbert, Figs. 1-5

Holotipo: AMNH FM 26594, cráneo con I1-3, C-M2 derechos e izquierdos, y mandíbula con i1-i3, c, p2-m3 derechos y c, p2-m3 izquierdos, figurado por Colbert (1939, Figs. 1-4)

Localidad tipo: Wolf Camp, formación Tung Gur, Mongolia

Edad: Mioceno medio, MN7/8 aproximadamente (ver Qiu y Qiu, 2013)

Diagnosis en Colbert, 1939

Diagnosis enmendada (Fig. D7): hueso palatino estrecho a la altura del P1-P3; límite rostral de las órbitas a la altura del M1; proceso frontal del arco cigomático bajo; región postorbital muy poco constreñida en vista dorsal; el P4 puede presentar un parastilo poco desarrollado; lado mesolabial del paracono del P4 muy abombado; protocono del P4 moderadamente proyectado y moderadamente alto; M1 subcuadrado ó subrectangular; rama distal de la crista media del M1 robusta; extremo mesolingual del M1 poco desarrollado; lado distal del M1 bastante inclinado en sentido mesial; metacono del M2 bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono; premolares inferiores sin cúspide distal accesoria; p4 elíptico y carece de crístida distolingual; hipocónido del m1 grácil; muralla lingual del talónido del m1 alta; muralla lingual del talónido del m2 alta; y cuenca del talónido del m2 inclinada en sentido mesial ó distal.

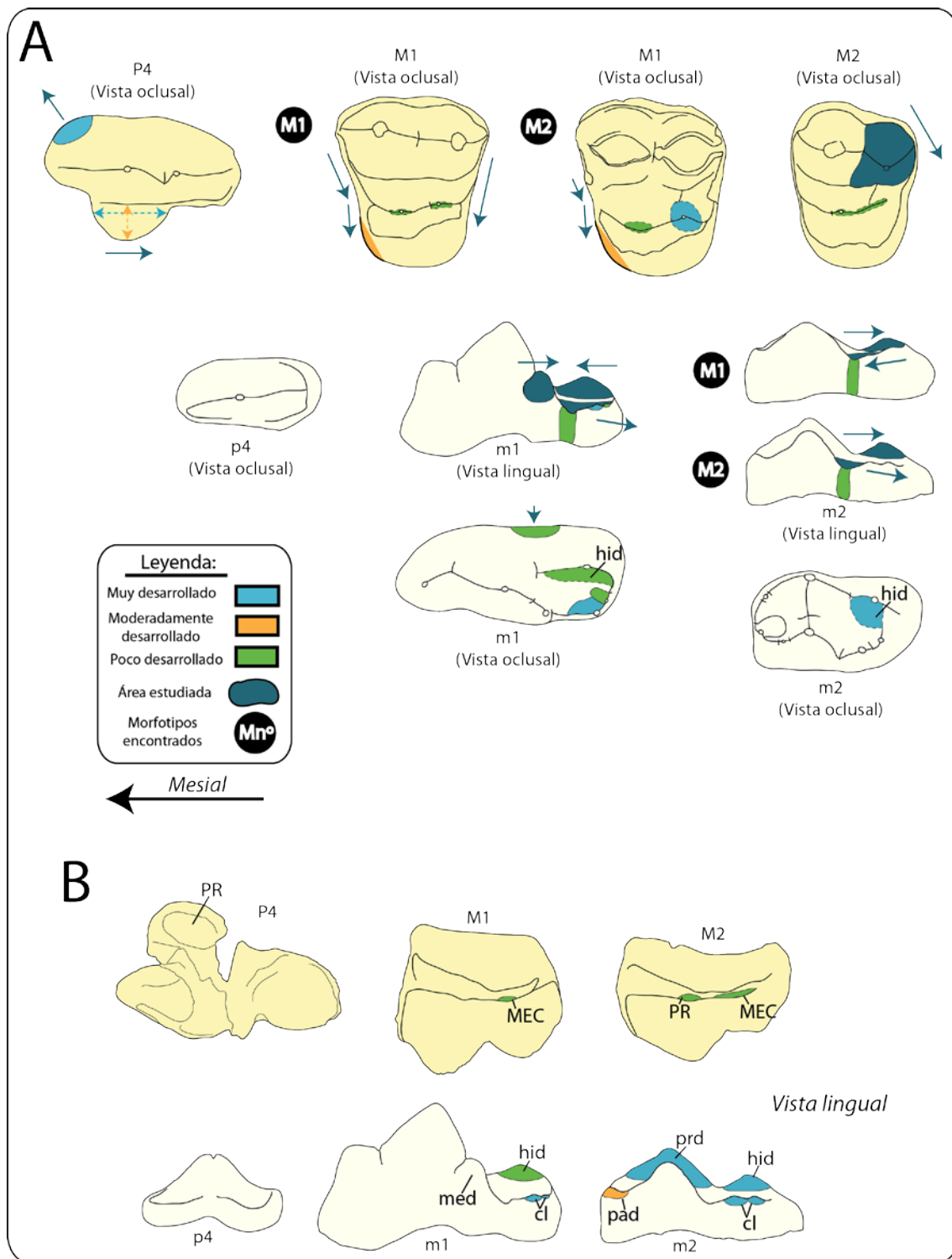


Fig. D6. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Dinocyon* aff. *mayoralis* de Valdemoros 4A, Puente de Vallecas, La Barranca (LB), Manchones (M) y de Carpetana (CRP). A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

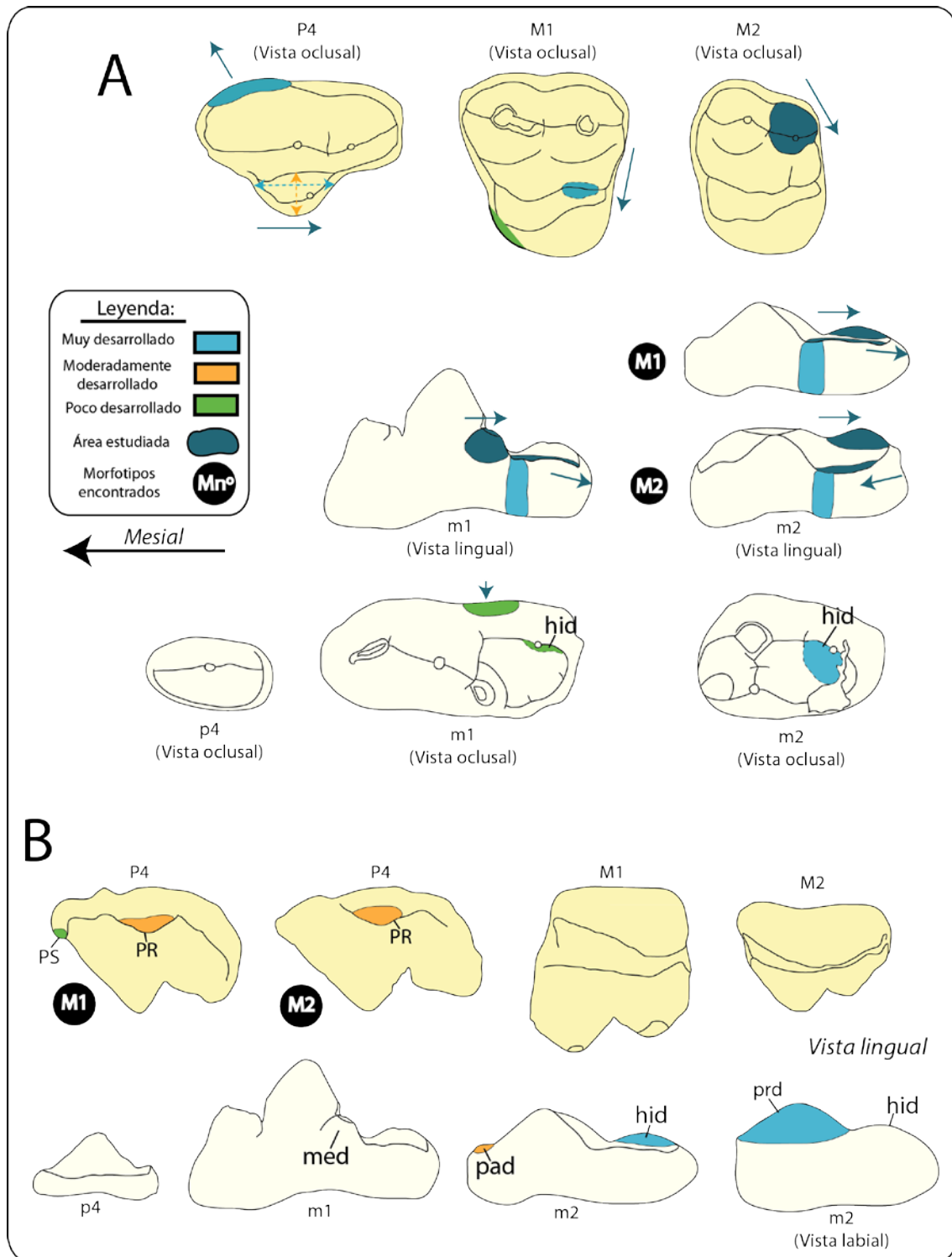


Fig. D7. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Dinocyon teilhardi* según los ejemplares estudiados de Wolf Camp y Tung Gur escarpe. A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

Género *Zaragocyon* Ginsburg y Morales, 1995

Especie tipo: *Zaragocyon daamsi* Ginsburg y Morales, 1995

Holotipo: MNCN 35355, fragmento de maxilar derecho con M1-M2, figurado por Ginsburg y Morales (1995, Fig. 4) y en el presente trabajo (Fig. 69.1).

Localidad tipo: Cetina de Aragón, España

Edad: Mioceno inferior, MN2

Diagnosis en Ginsburg y Morales, 1995

Diagnosis enmendada (Fig. D8): Hemicyoninae de talla pequeña; P4 sin parastilo; lado mesolabial del paracono del P4 muy abombado; protocono del P4 acortado mesodistalmente, muy bajo, muy proyectado y sentido de proyección mesial; protocono del P4 con una cúspide mesial accesoria pequeña; M1 subcuadrado; extremo mesolingual del M1 poco desarrollado; protocono y metacónulo del M1 bajos y gráciles; metacono del M2 bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono; premolares inferiores sin cúspide distal accesoria; p4 con cúspide mesial y distal reducidas; p4 elíptico; p4 sin crístida distolingual; metacónido del m1 bastante desarrollado y en posición distal, con respecto al protocónido; hipocónido del m1 bajo, grácil y en posición mesial; cúspide lingual del talónido del m1 muy baja; muralla lingual del talónido del m1 alta; cuenca del talónido del m1 inclinada en sentido distal; protocónido del m2 muy bajo; hipocónido del m2 alto, robusto y en posición distal; muralla lingual del talónido del m2 alta; cúspide lingual del talónido del m2 muy baja; y cuenca del talónido del m2 inclinada en sentido mesial.

Género *Plithocyon* Ginsburg, 1955

Diagnosis en Ginsburg, 1955

Diagnosis enmendada: caninos lejos del P4; forámenes infraorbitarios a la altura del extremo mesial del P4; hueso palatino ancho a la altura del P1-P3; bulas timpánicas triangulares; meatos auditivos externos largos; fosa premasetéica extendida rostralmente hasta el m1; protocono del P4 moderadamente alto y moderadamente proyectado; protocono del M1 bastante alto; metacónulo del M1 robusto; lado mesial del M1 bastante inclinado en sentido distal; lado distal del M1 inclinado ligeramente en sentido mesial en la zona labial e inclinado aún más en sentido mesial hacia la región lingual; protocono del M2 moderadamente alto; metacono del M2 bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono; premolares inferiores sin cúspide distal accesoria; p4 triangular; metacónido del m1 bastante desarrollado y en posición distal; cúspides linguales del talónido del m1 altas, con cúspide mesial más alta que la distal; muralla lingual del talónido del m1 alta; hipocónido del m1 alto y en posición mesial; m2 con muralla y cúspides linguales del talónido altas; e hipocónido del m2 alto y robusto.

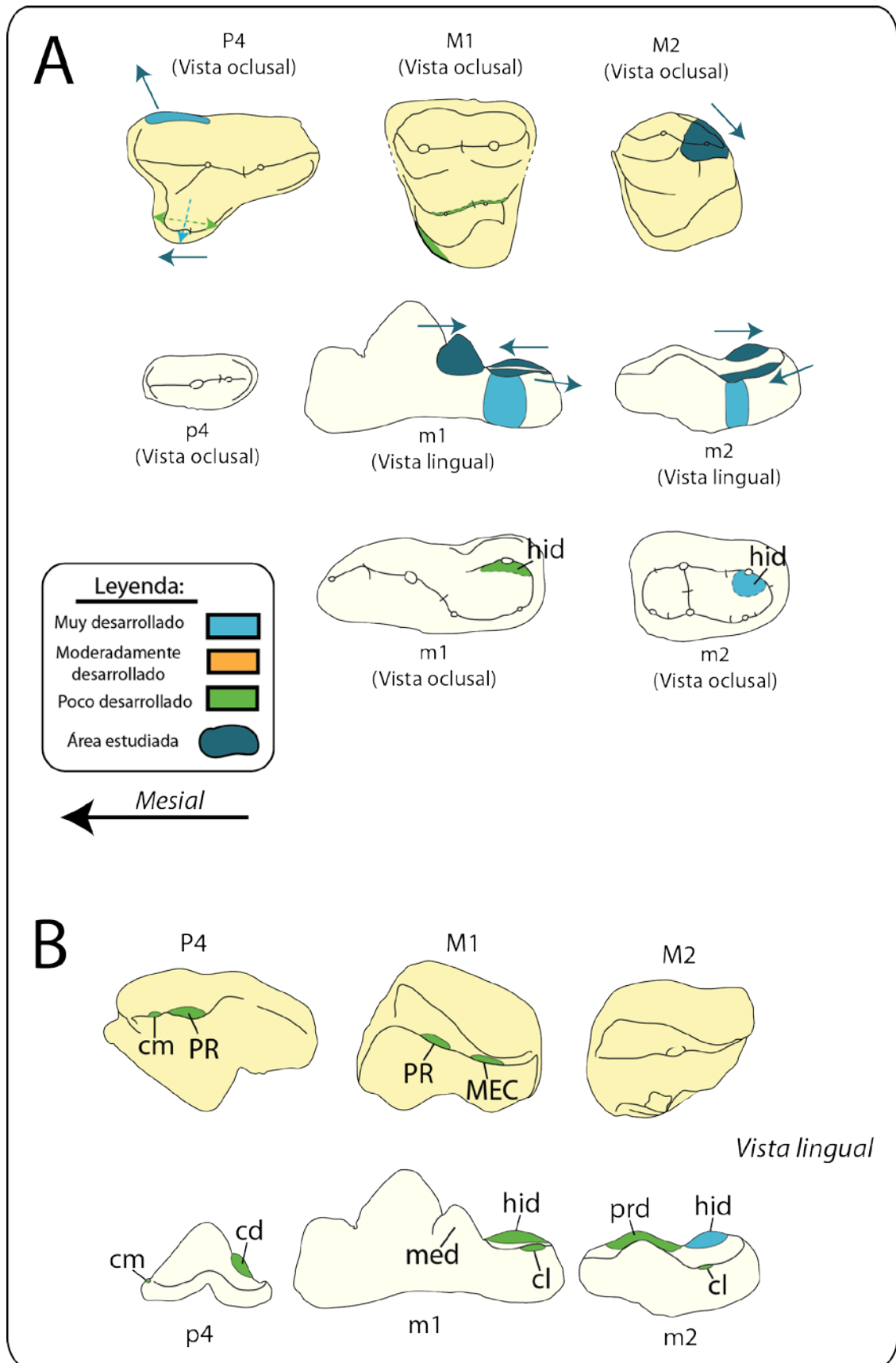


Fig. D8. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Zaragocyon daamsi* según los ejemplares estudiados de Cetina de Aragón (CET). A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

Especie tipo: *Plithocyon armagnacensis* Ginsburg, 1955

Holotipo: MNHN.F.Sa 244, porción rostral de cráneo con I3, C, P3-M2 derechos; I3, C, P4-M2 izquierdos. MNHN.F.Sa 245-246, mandíbula con m1-m3 derechos, y c, p2-p3, m1-m3 izquierdos. Todos ellos figurados por Filhol (1891, Pl. VII y IX) y Ginsburg (1961, Pl. VI).

Localidad tipo: Sansan, Francia

Edad: Mioceno medio, MN6

Diagnosis en Ginsburg, 1955

Diagnosis enmendada (Fig. D9): proceso articular al nivel de la serie dental (p4-m2); P4 con parastilo poco ó moderadamente desarrollado; lado mesolabial del paracono del P4 muy poco abombado o prácticamente aplanado, o bien, muy abombado; protocono del P4 acortado mesodistalmente y sentido de proyección distal; M1 subcuadrado; protocono del M1 robusto ó grácil; metacónulo del M1 moderadamente ó muy alto; extremo mesolingual del M1 poco ó moderadamente desarrollado; protocono del M2 robusto ó grácil; metacónulo o rama distal de la crista media del M2 robusto; p4 sin cúspide distal accesoria y con crístida distolingual; cuenca del talónido del m1 inclinada en sentido distal; lado lingual del talónido del m1 con cúspide mesial más grande que la distal; hipocónido del m1 grácil ó robusto; constricción labial del m1 muy débil; paracónido del m2 reducido; protocónido del m2 moderadamente alto; hipocónido del m2 en posición mesial; y cuenca del talónido del m2 inclinada en sentido distal ó mesial.

***Plithocyon antunesi* Ginsburg y Morales, 1998**

Holotipo: s/n, hemimandíbula izquierda con p4-m2, figurado por Ginsburg y Antunes (1995, Pl. III, Fig. 4), Ginsburg y Morales (1998, Fig. 9) y en el presente trabajo (Fig. 110).

Localidad tipo: Olival da Suzana, Portugal

Edad: Mioceno medio, MN5 (Vb)

Diagnosis en Ginsburg y Morales, 1998

Diagnosis enmendada (Fig. D10): rama mandibular horizontal bastante alta, especialmente en su región caudal; fosa premasetérica con un gran desarrollo dorsoventral en su región caudal; borde ventral que rodea a la fosa muy grueso y bastante proyectado lateralmente; dentición inferior robusta; protocono del M2 robusto; metacónulo del M2 bastante alto y robusto, o bien, con la rama distal grácil; p4 con crístida distolingual y sin cúspides accesorias; hipocónido del m1 robusto; cuenca del talónido del m1 inclinada en sentido distal; constricción labial del m1 muy débil; lado lingual del talónido del m1 con cúspide mesial más grande que la distal; paracónido del m2 reducido; y cuenca del talónido del m2 inclinada en sentido distal.

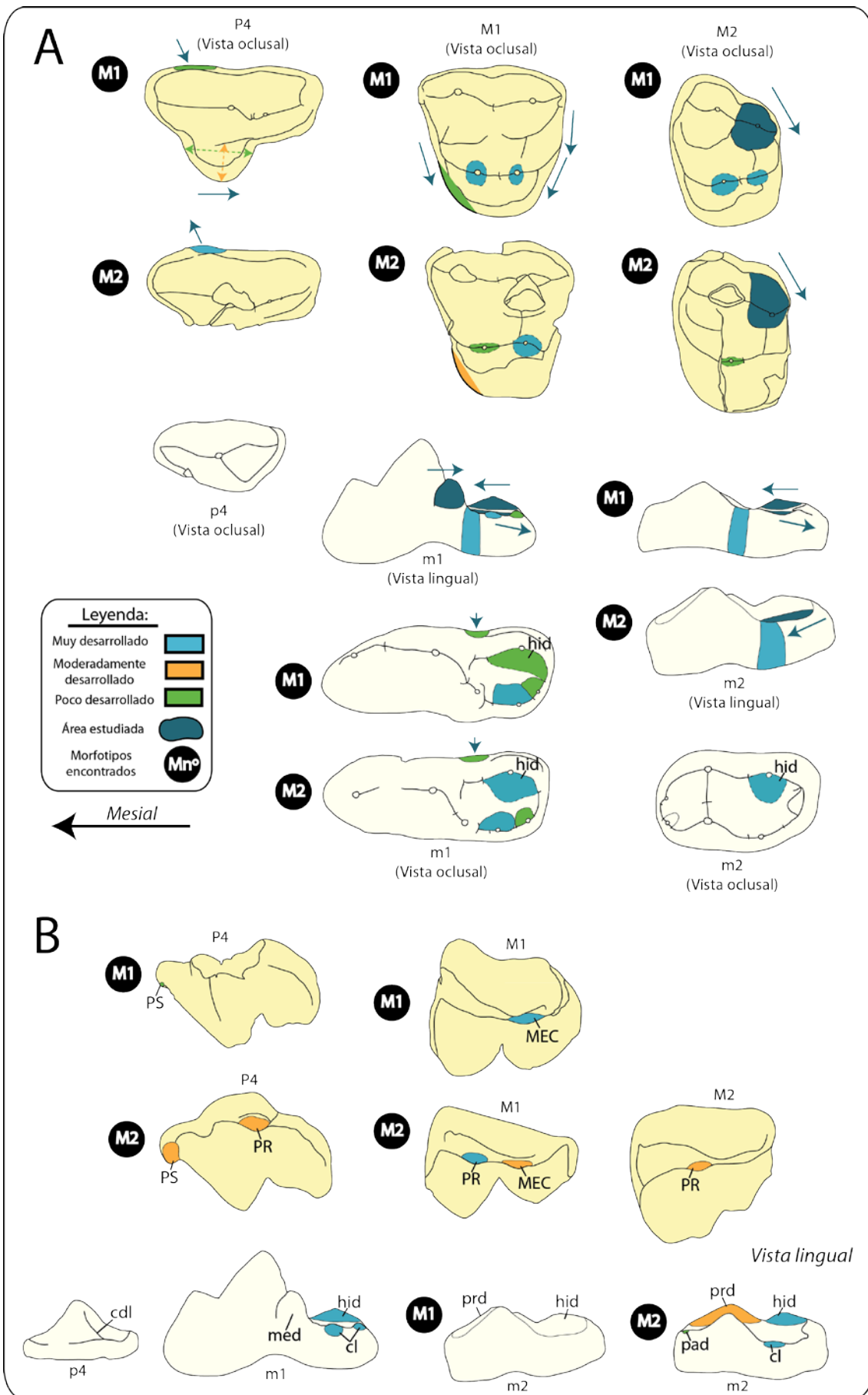


Fig. D9. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Plithocyon armagnacensis* según los ejemplares estudiados de Sansan, Paracuellos 5 (P5) y de Arroyo del Val (AV). A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

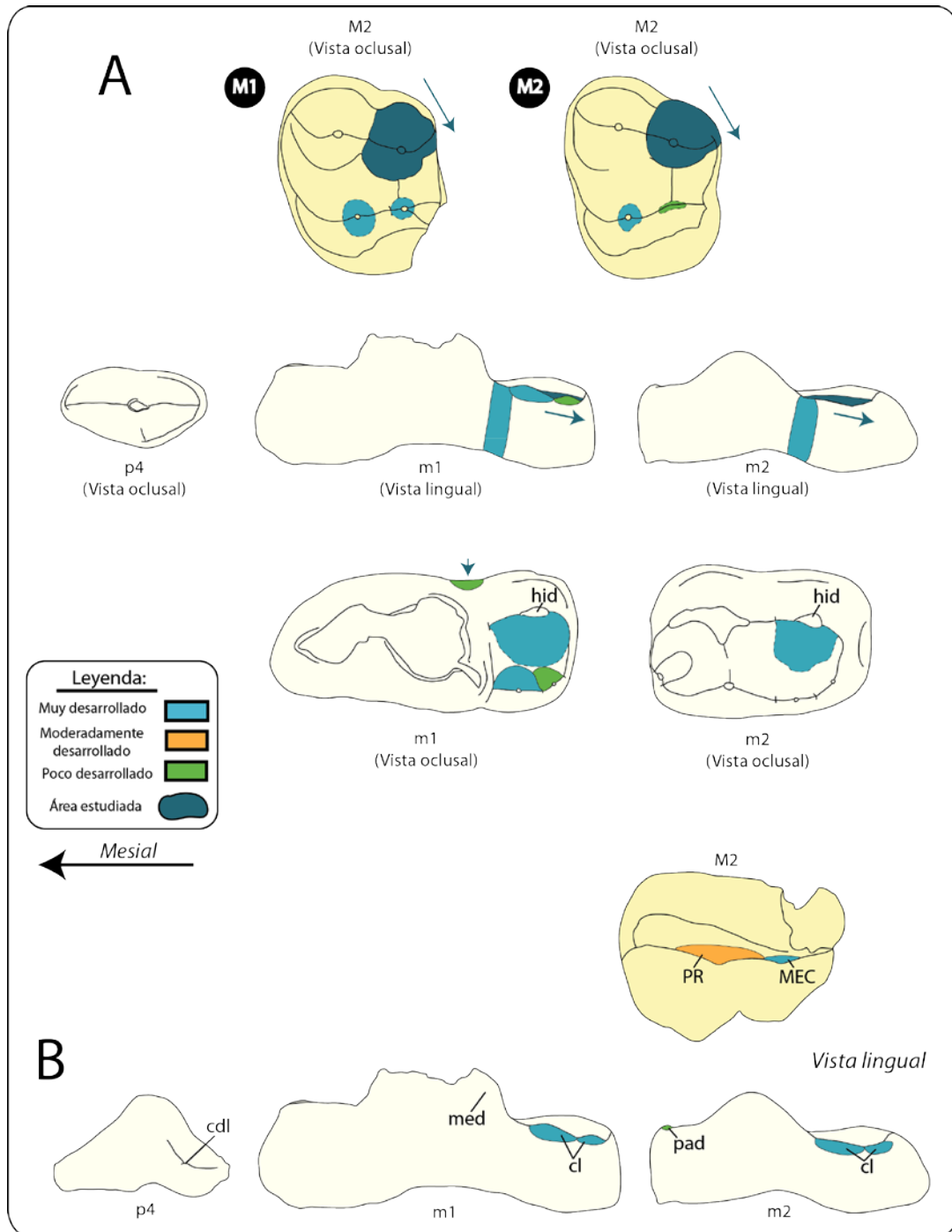


Fig. D10. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Plithocyon antunesi* según los ejemplares estudiados de Olival da Suzana (OS) (s/n: hemimandíbula izquierda tipo con p4-m2 y s/n: M2) y de Quinta da Farinheira (QF) (M2: s/n). A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

***Plithocyon bruneti* Ginsburg, 1980**

Holotipo: Fs 3833, m1 derecho, figurado por Ginsburg (1980, Fig. 1)

Localidad tipo: Faluns d' Anjou, Francia

Edad: Mioceno inferior, MN3

Diagnosis en Ginsburg, 1980

Diagnosis enmendada (Fig. D11): Hemicyoninae de talla pequeña; lado mesolabial del paracono del P4 muy abombado; parastilo del P4 poco desarrollado; protocono del P4 acortado mesodistalmente y sentido de proyección mesial; hipocónido del m1 robusto; constricción labial del m1 importante; lado lingual del talónido del m1 con cúspide mesial más grande ó más pequeña que la distal; cuenca del talónido del m1 inclinada en sentido distal ó mesial; paracónido del m2 moderadamente desarrollado; protocónido del m2 muy bajo; y cuenca del talónido del m2 inclinada en sentido mesial.

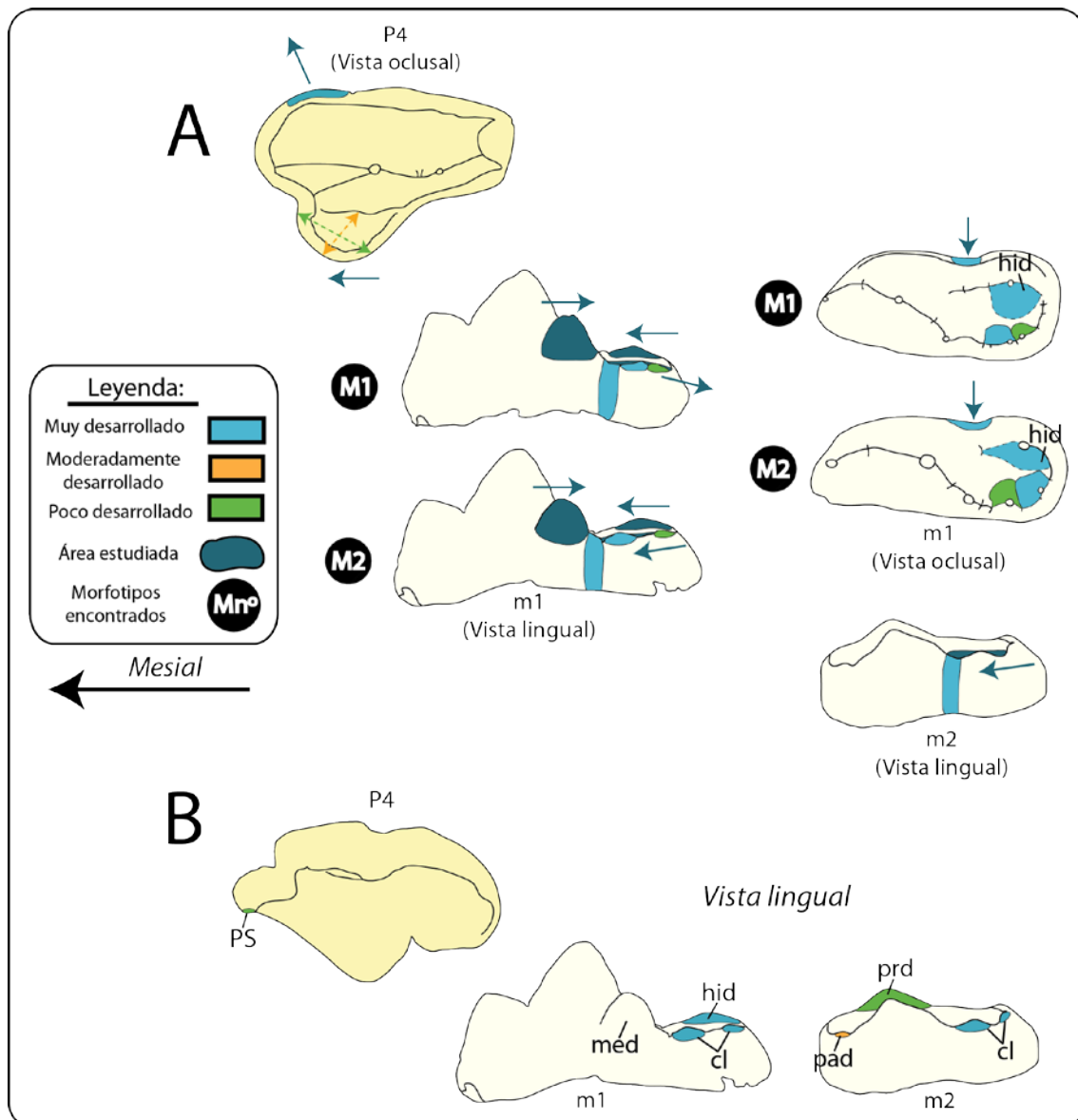


Fig. D11. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Plithocyon bruneti* según los ejemplares estudiados de Faluns d' Anjou. A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

***Plithocyon conquense* Ginsburg y Morales, 1998**

Holotipo: MNCN 73196 (RET 657=RET 631), hemimandíbula izquierda con c-p3 y m1-m2, figurado por (Ginsburg y Morales, 1998, Fig. 5) y en el presente trabajo (Fig. 30.2).

Localidad tipo: La Retama, Cuenca

Edad: Mioceno medio, MN5

Diagnosis en Ginsburg y Morales, 1998

Diagnosis enmendada (Fig. D12): protocono del M2 grácil; metacónulo del M2 bastante alto y robusto; p4 con cúspide distal accesoria vestigial y crístida distolingual; cuenca del talónido del m1 inclinada en sentido distal; cuando hay dos cúspides linguales en el talónido del m1, la mesial es más grande que la distal; constricción labial del m1 importante; y paracónido del m2 reducido.

***Plithocyon barstowensis* (Frick, 1926)**

Holotipo: AMNH FM 20810, fragmento de maxilar izquierdo con P4-M2. Mandíbula con p2-m2 derechos y m1-m3 izquierdos. Figurados por Frick (1926, Figs. 6 y 11)

Localidad tipo: Barstow, California

Edad: Barstoviense

Diagnosis en Frick, 1926

Diagnosis enmendada (Fig. D13): P4 con parastilo poco desarrollado; lado mesolabial del paracono del P4 muy abombado; protocono del P4 acortado ó alargado mesodistalmente, y sentido de proyección distal; M1 subcuadrado; protocono del M1 robusto; metacónulo del M1 moderadamente alto; extremo mesolingual del M1 poco desarrollado; protocono del M2 grácil; metacónulo del M2 bastante alto y robusto; el p4 puede presentar una cúspide distal accesoria muy reducida o vestigial, y con crístida distolingual; cuenca del talónido del m1 inclinada en sentido distal; cuando hay dos cúspides linguales en el talónido del m1, la mesial es más grande que la distal; constricción labial del m1 muy débil; hipocónido del m1 grácil; protocónido del m2 moderadamente alto; paracónido del m2 reducido; hipocónido del m2 en posición distal; y cuenca del talónido del m2 inclinada en sentido mesial.

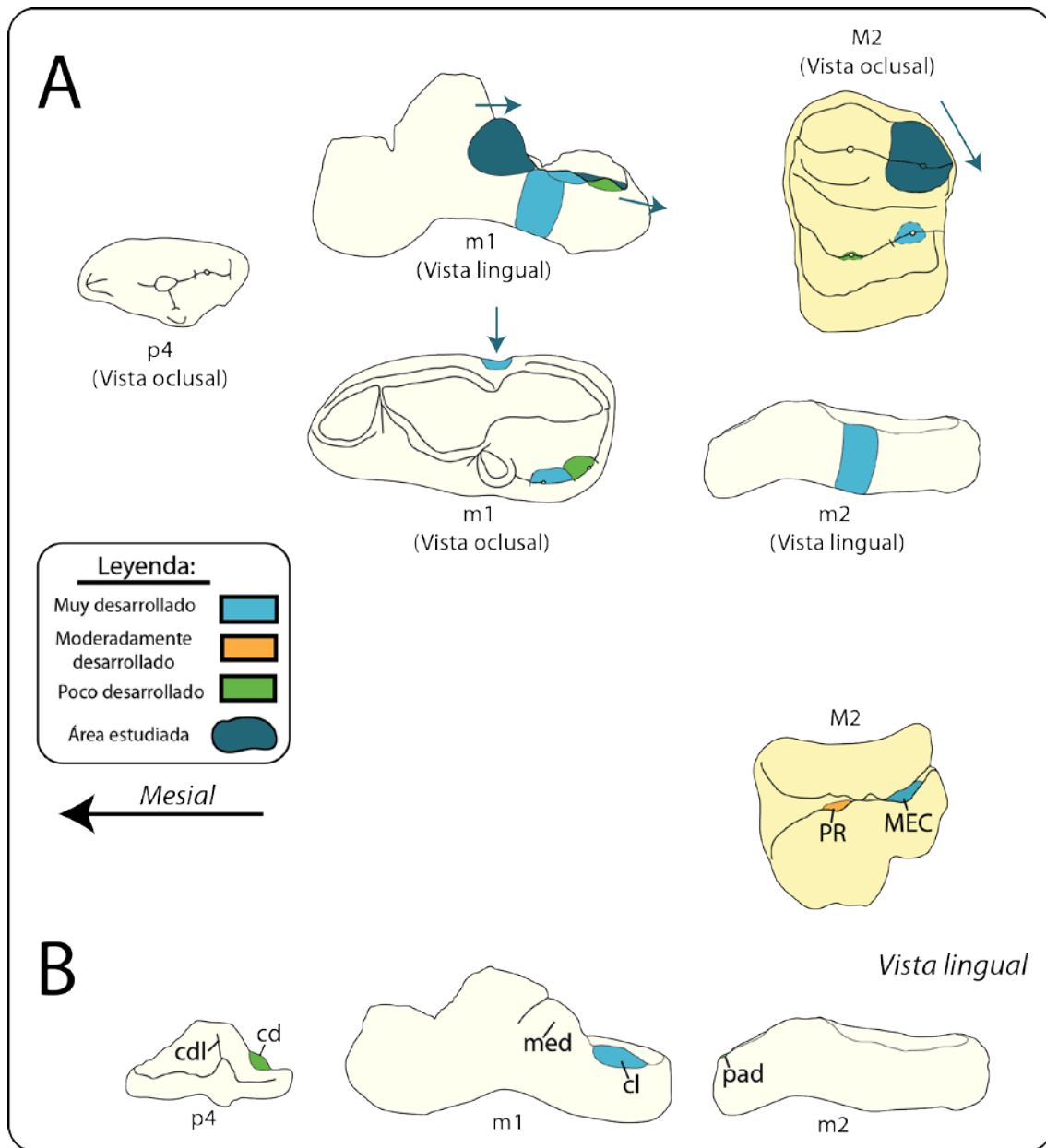


Fig. D12. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Plithocyon conquense* según los ejemplares estudiados de La Retama (RET). A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

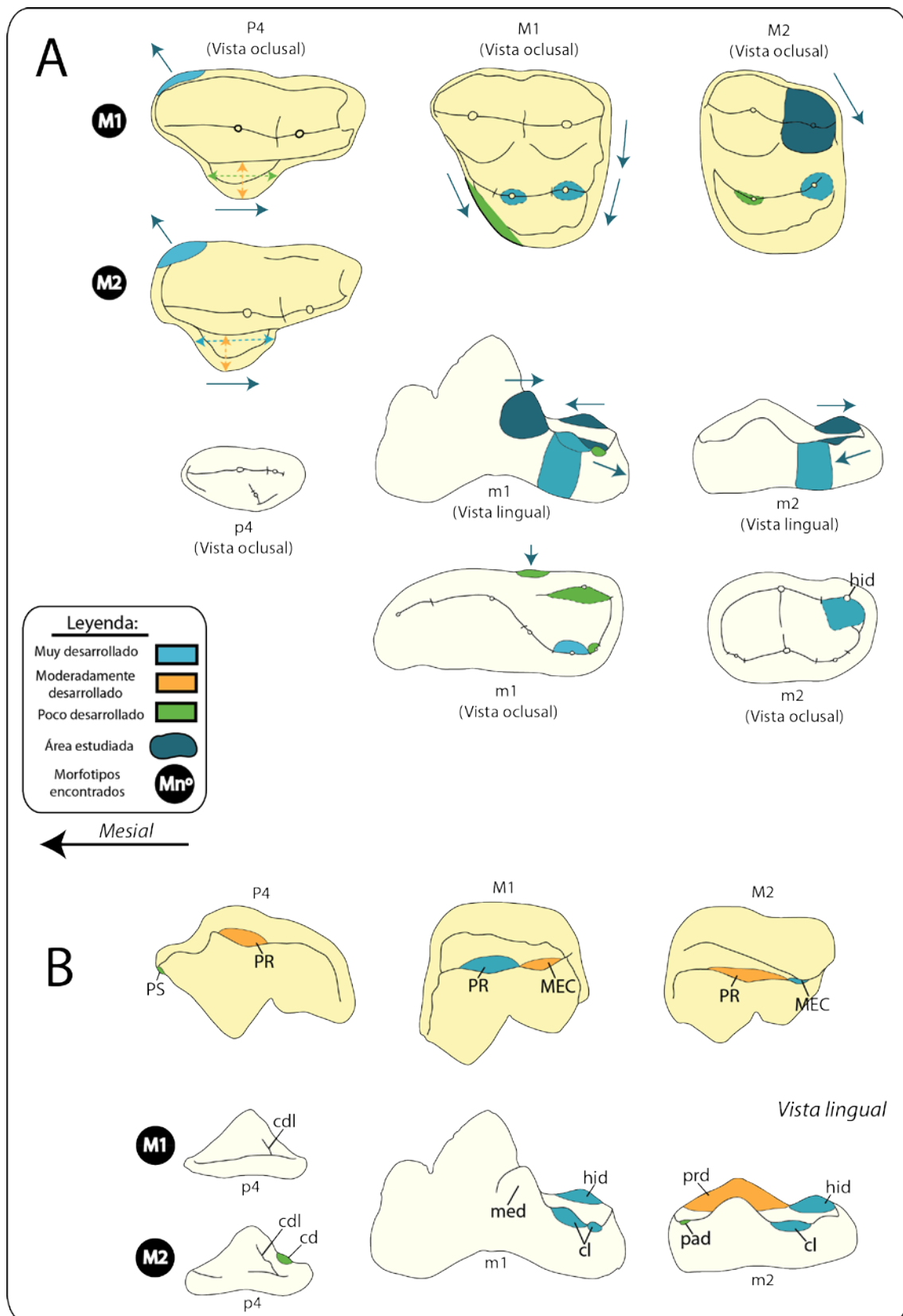


Fig. D13. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Plithocyon barstowensis* según los ejemplares estudiados de Barstow, Els Casots (EC) y de Buñol (BÑ sp. II). A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

***Plithocyon ursinus* (Cope, 1875)**

Neotipo: AMNH FM 21101, cráneo con I1, I3, C, P2, P4-M2 derechos y I1-I3, C, P2, P4-M2 izquierdos. Mandíbula con c, p3-m2 derechos y m1 izquierdo. Figurado por Frick (1926, Figs. 5, 9, 10, 10A, 13A, 13B, 14 y 15)

Localidad tipo: Santa Fé, Nuevo México

Edad: Barstoviense

Diagnosis del holotipo en Frick, 1926 (tomada de Cope, 1875) y descripción del neotipo

Diagnosis enmendada (Fig. D14): límite rostral de las órbitas extendido hasta el M1; proceso frontal del arco cigomático bajo; región postorbital con una constricción alta; proceso articular por encima del nivel de la serie dental (p4-m2); lado mesolabial del paracono del P4 muy abombado; p4 sin crístida distolingual; y constricción labial del m1 muy débil.

La morfología del cráneo y de la mandíbula del neotipo de San Fé es claramente de un hemiciónido. Pero los pocos caracteres que pueden observarse en la dentición también están presentes en varios géneros: fuerte abombamiento mesolabial del P4 (visto en *Hemicyon*, *Dinocyon*, *Zaragocyon*, *Plithocyon*, *Agriotherium* y *Phoberocyon*); lado distal del M1 con dos inclinaciones en sentido mesial (visto en *Hemicyon* y *Plithocyon*); y constricción labial del m1 débil (visto en *Hemicyon*, *Dinocyon* y *Plithocyon*). Lo más significativo de la dentición de este individuo es su p4, ya que muestra una combinación de caracteres que no se ha visto en ningún otro género de hemiciónido estudiado: contorno triangular como en *Phoberocyon*, *Plithocyon* y *Agriotherium*, pero difiere del primero por la ausencia de una cúspide distal importante y de los otros dos, por la falta de una crístida distolingual. La presencia de esta crístida podría ser variable en *Plithocyon*. A pesar de la mala conservación del ejemplar estudiado, el análisis filogenético realizado muestra su mayor relación con *Plithocyon*.

Género *Agriotherium* Wagner, 1837

Diagnosis: caninos cerca del P4; foramen infraorbitario situado a la altura del extremo distal del P4; hueso palatino ancho, a la altura del P1-P3; fosa premasetéica extendida rostralmente hasta el m2; proceso articular por encima del nivel de la serie dental (p4-m2); P4 con parastilo muy desarrollado e individualizado del paracono; lado mesolabial del paracono del P4 muy abombado; protocono del P4 alargado mesodistalmente, muy alto y, en general, muy proyectado; M1 subcuadrado; extremo mesolingual del M1 hiperdesarrollado; La parte labial del lado mesial del M1 está muy inclinada en sentido distal y el extremo lingual se inclina mesialmente; lado distal del M1 bastante inclinado en sentido mesial; metacono del M2 prácticamente al mismo nivel que el paracono; metacónulo del M2 bastante alto; p4 triangular, sin cúspide distal accesoria y con crístida distolingual; cingulo mesolingual muy desarrollado en el m1; cuando el metacónido del m1 está presente, ocupa una posición distal con respecto al protocónido; cúspides linguales del talónido del m1 altas, con la mesial más grande y más alta que la distal; muralla lingual del talónido del m1 alta; hipocónido del m1 robusto; cuenca del talónido del m1 inclinada en sentido distal; constricción labial del m1

importante; paracónido del m2 reducido; cúspides linguales del talónido del m2 altas; muralla lingual del talónido del m2 alta; hipocónido del m2 robusto; y cuenca del talónido del m2 inclinada en sentido distal.

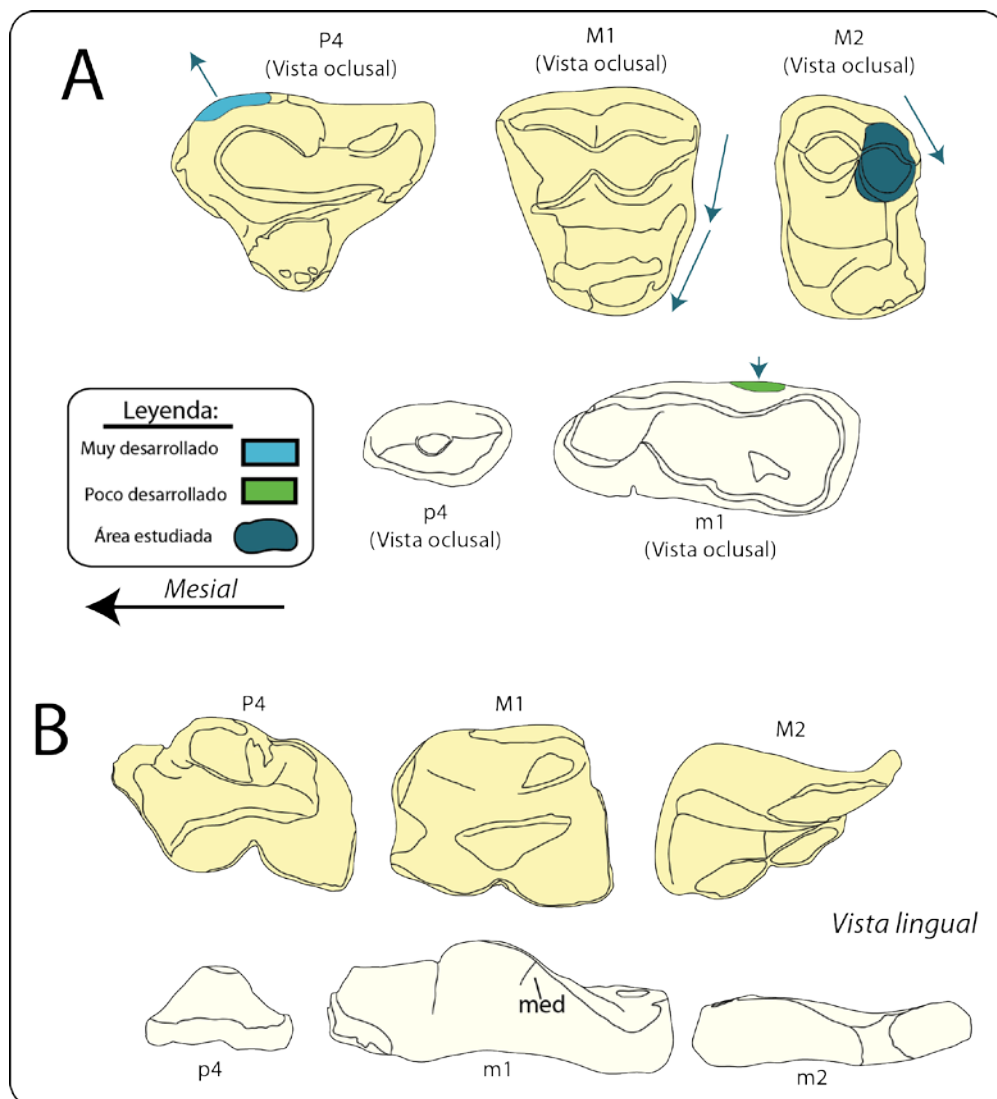


Fig. D14. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Plithocyon ursinus* según el neotipo estudiado de Santa Fé. A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

Especie tipo: *Agriotherium sivalensis* (Cautley y Falconer, 1836)

Holotipo: NHMUK PV OR 39721, cráneo con C, P4-M2 izquierdos y derechos figurado por Cautley y Falconer (1868, Pl. 26, Figs. 1 y 2)

Localidad tipo: Siwaliks Hills, India

Edad: Plioceno, Siwaliks superior, Pinjor, (Colbert, 1935)

Diagnosis (Fig. D15): región postorbital con una constricción alta; protocono del P4 muy proyectado, sentido de proyección mesial y sin cúspide mesial accesoria; expansión o talón vestigial distal en M2; y p4 con cúspide mesial accesoria muy grande.

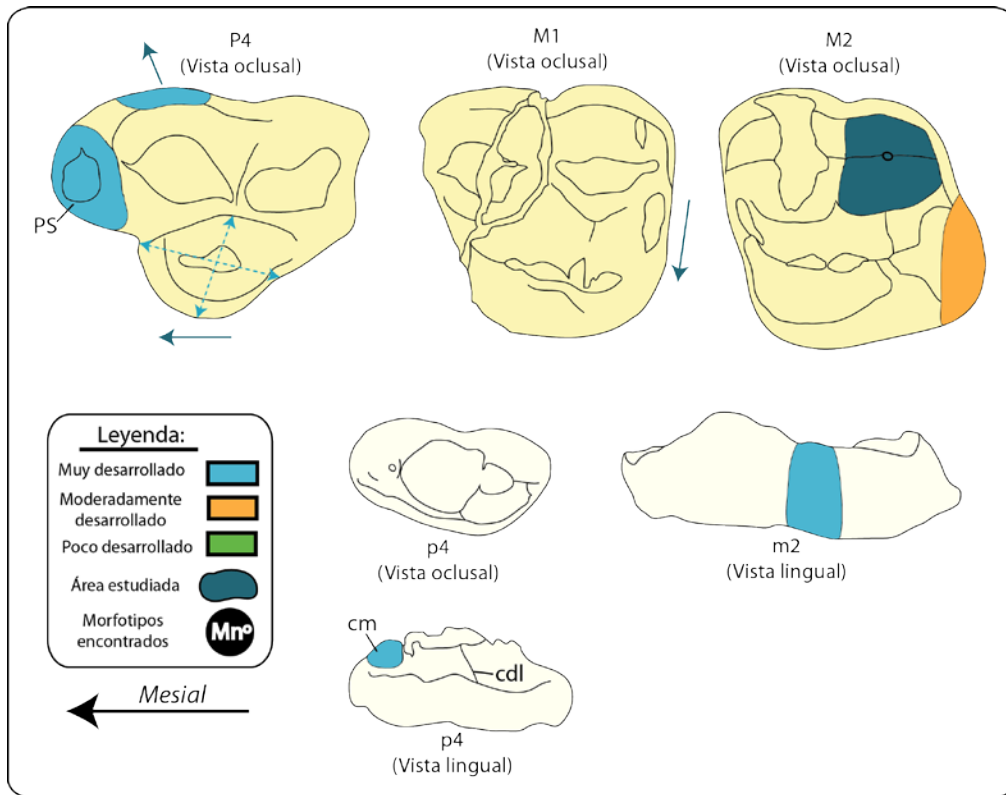


Fig. D15. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Agriotherium sivalensis* según los ejemplares estudiados de Siwaliks. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

***Agriotherium africanum* Henzey, 1972**

Holotipo: SAM-PQ-L2045, fragmento de maxilar izquierdo con P4, figurado por Henzey (1972, Pl. 19, Figs. A-E; 1980, Fig. 9B)

Localidad tipo: 'E' Quarry, Langebaanweg, Sudáfrica

Edad: Mioceno superior-Plioceno inferior

Diagnosis en Henzey, 1972

Diagnosis enmendada (Fig. D16): proceso frontal del arco cigomático bastante alto; meato auditivo externo largo; protocono del P4 moderadamente ó muy proyectado y sentido de proyección mesial; protocono del P4 con cúspide mesial accesoria muy desarrollada; protocono del M1 bastante alto y robusto; metaconulo del M1 muy alto y robusto; protocono del M2 muy alto y robusto; metaconulo del M2 robusto; M2 con expansión o talón distal vestigial; premolares inferiores con cúspide distal accesoria; p4 sin cúspide mesial; metaconido del m1 muy reducido o vestigial, o bien, ausente; e hipocónido del m1 alto y en posición distal.

***Agriotherium insignis* (Gervais, 1859)**

Holotipo: s/n, maxilar izquierdo con P4-M2, figurado por Gervais (1859, Pl. 81, Figs. 3 y 4), Frick (1926, Fig. 22) y varios dientes del mismo individuo: C y P1 derechos figurado por Gervais (1859, Pl. 81, Fig. 7); P4 derecho, figurado por Gervais (1859, Pl. 81, Fig. 5); e incisivos figurados por Gervais (1859, Pl. 81, Fig. 6).

Localidad tipo: Montpellier, Francia

Edad: Plioceno

Diagnosis (Fig. D17): protocono del P4 muy proyectado y sentido de proyección distal; protocono del P4 sin cúspide mesial accesoria; M2 con expansión o talón distal vestigial; p4 sin cúspide mesial; y m1 sin metacónido.

***Agriotherium roblesi* Morales y Aguirre, 1976**

Lectotipo: MGUV-15768 (VM-31), M2 izquierdo, figurado por Morales y Aguirre (1976, Pl. 2, Fig. 1).

Localidad tipo: Venta del Moro, Valencia

Edad: Mioceno superior tardío, MN13

Diagnosis en Morales y Aguirre, 1976

Diagnosis enmendada (Fig. D18): protocono del P4 muy proyectado y sentido de proyección mesial; protocono del P4 sin cúspide mesial accesoria; M2 con verdadero talón distal; el p4 puede presentar una cúspide mesial accesoria muy grande; metacónido del m1 bastante desarrollado; e hipocónido del m2 alto y en posición distal.

Subfamilia Phoberocyoninae Ginsburg y Morales, 1995

Diagnosis en Ginsburg y Morales, 1995

Diagnosis enmendada: cúspide distal accesoria en p1-p3 presente; hipocónido del m1 grácil, situado en posición distal; lado lingual del talónido del m1, con cúspide distal más grande y más alta que la mesial; y paracónido del m2 muy desarrollado.

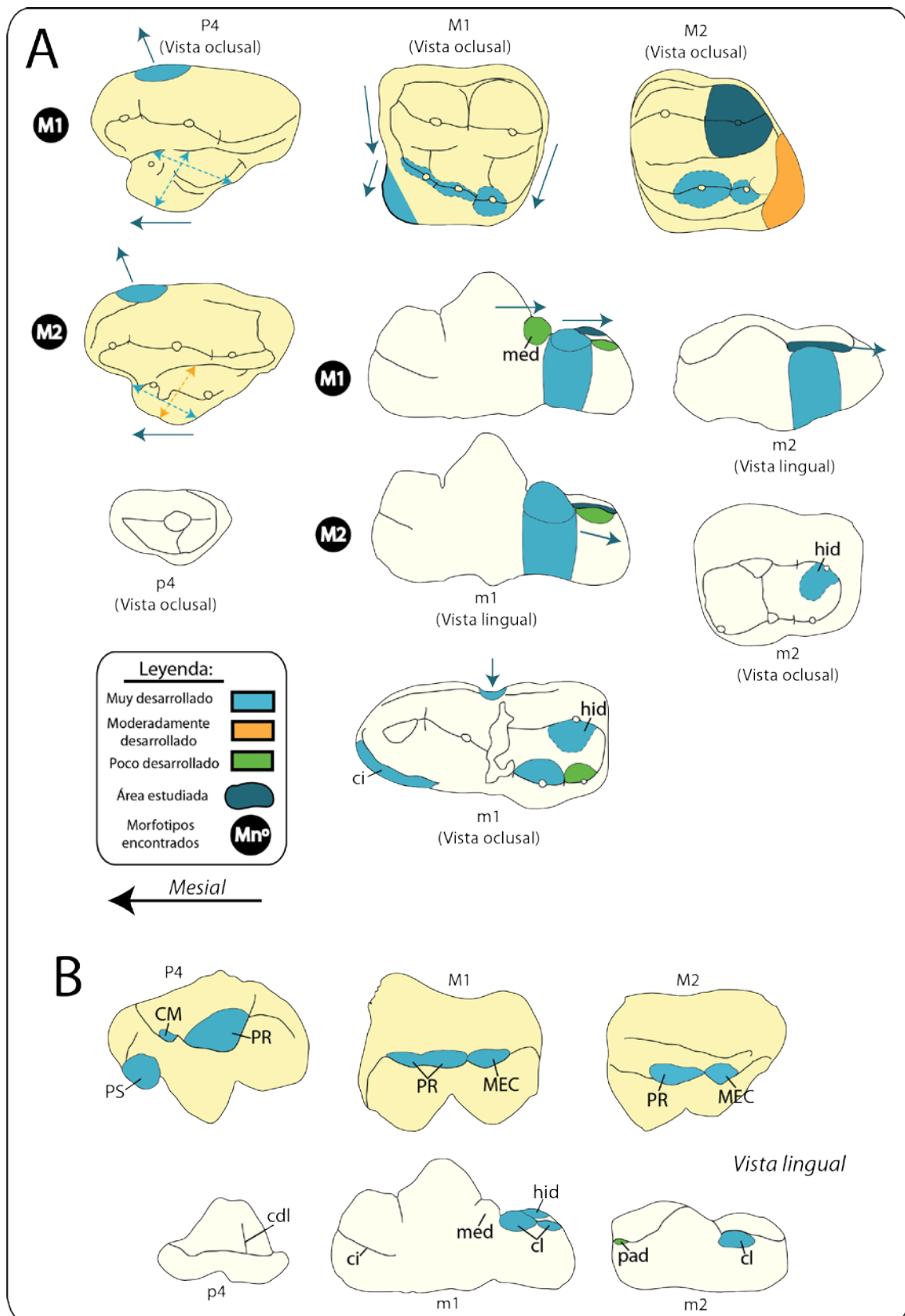


Fig. D16. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Agriotherium africanum* según los ejemplares estudiados de Langebaanweg. A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

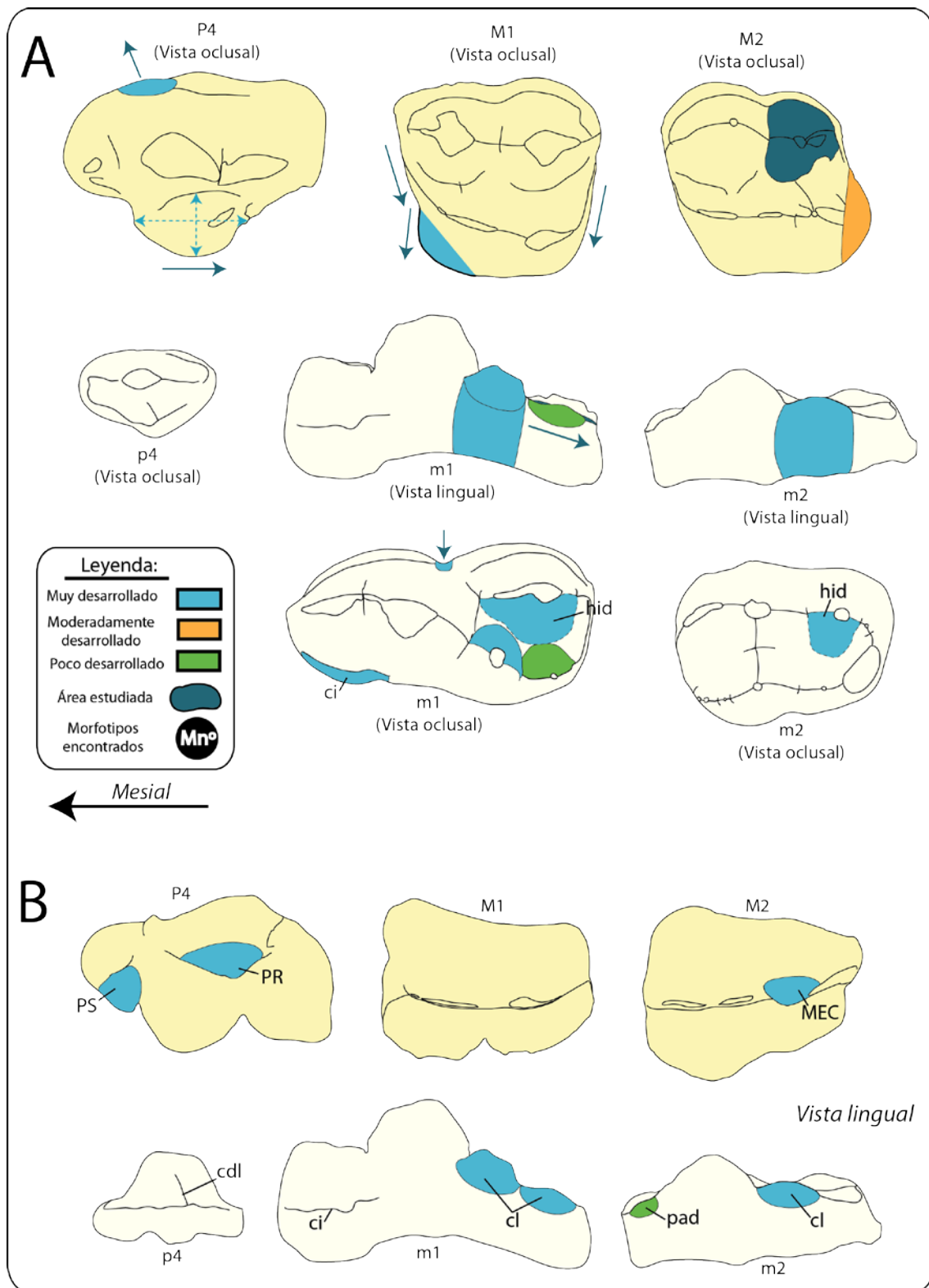


Fig. D17. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Agriotherium insignis* según los ejemplares estudiados de Montpellier. A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

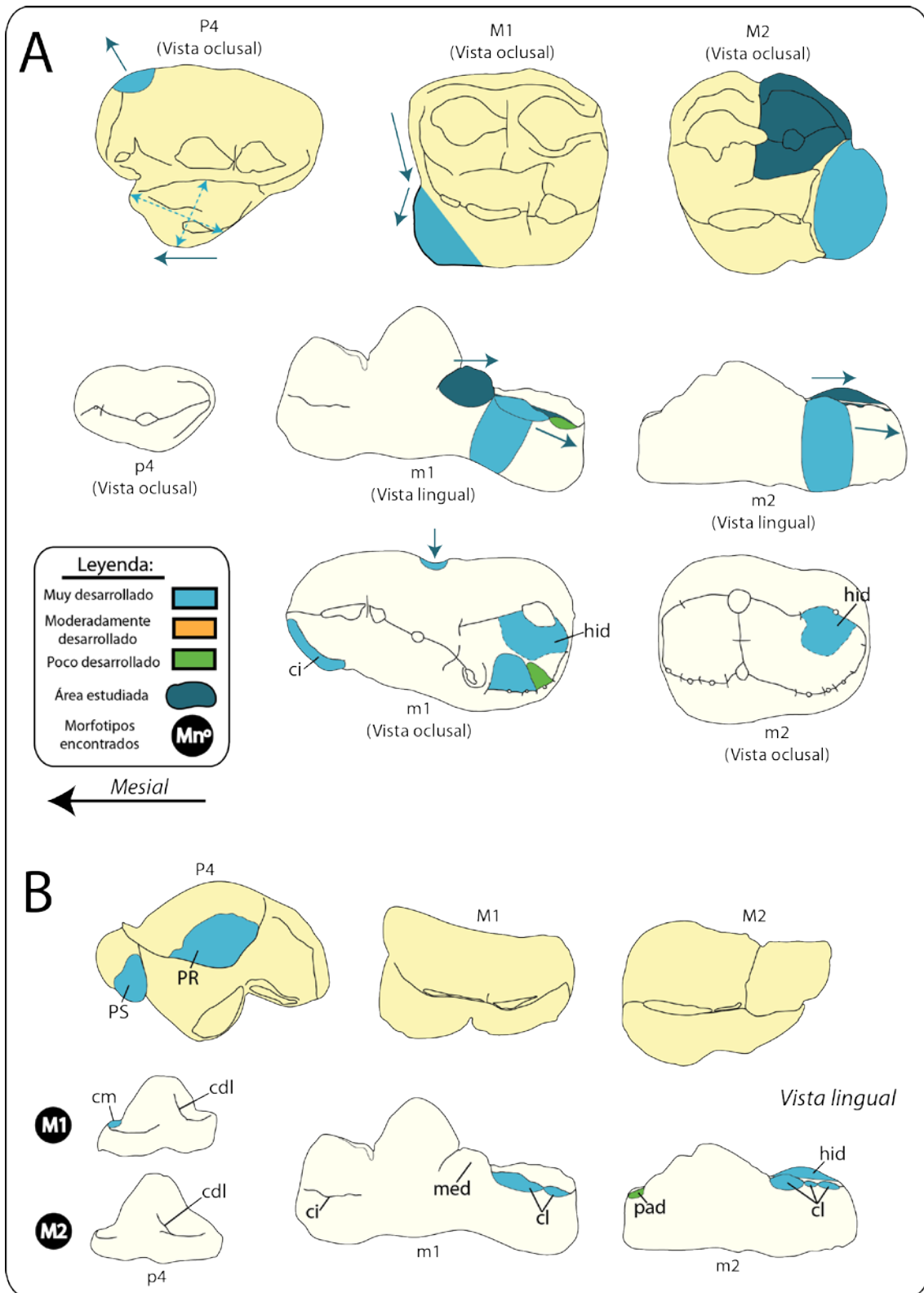


Fig. D18. Caracteres de la dentición superior e inferior de *Agriotherium roblesi* según los ejemplares estudiados de Venta del Moro. A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

Género *Phoberocyon* Ginsburg, 1955

Diagnosis en Ginsburg, 1955

Diagnosis enmendada: fosa premasetéica extendida rostralmente hasta el m2; premolares inferiores con cúspide distal accesoria; p4 con cúspide distal accesoria muy grande y bastante individualizada del protocónido; p4 sin crístida distolingual; metacónido del m1 bastante desarrollado; cuenca del talónido del m1 inclinada en sentido mesial; cúspides linguales del talónido del m1 altas; cuando hay dos cúspides linguales en el talónido del m1, la mesial es más pequeña y más baja que la distal; muralla lingual del talónido del m1 baja; hipocónido del m1 alto, grácil y en posición distal; constricción labial del m1 importante; hipocónido del m2 robusto y situado en posición mesial; y cuenca del talónido del m2 inclinada en sentido mesial.

Especie tipo: *Phoberocyon aurelianensis* (Mayet, 1908)

Holotipo: ML-PAL-29902, hemimandíbula derecha con p4 y m1, figurado por Mayet (1908, Pl. IX, Fig. 3), y Ginsburg y Morales (1998, Fig. 26).

Localidad tipo: Sables de l'Orléanais

Edad: MN4

Diagnosis (Fig. D19): p4 triangular; y metacónido del m1 en posición distal, con respecto al protocónido.

***Phoberocyon johnhenryi* (White, 1947)**

Holotipo: AMNH FM 98607 (M.C.Z 4059), hemimandíbula derecha con c y p2-m2, figurado por White (1947, Fig. 3B-C) y en Tedford y Frailey (1976, Fig. 1A-B).

Localidad tipo: Thomas Farm, Florida

Edad: Hemingfordiense

Diagnosis en White, 1947

Diagnosis enmendada (Fig. D20): proceso articular por encima del nivel de la serie dental (p4-m2); p4 triangular; metacónido del m1 en posición mesial, con respecto al protocónido; paracónido del m2 moderadamente desarrollado; y muralla lingual del talónido del m2 baja.

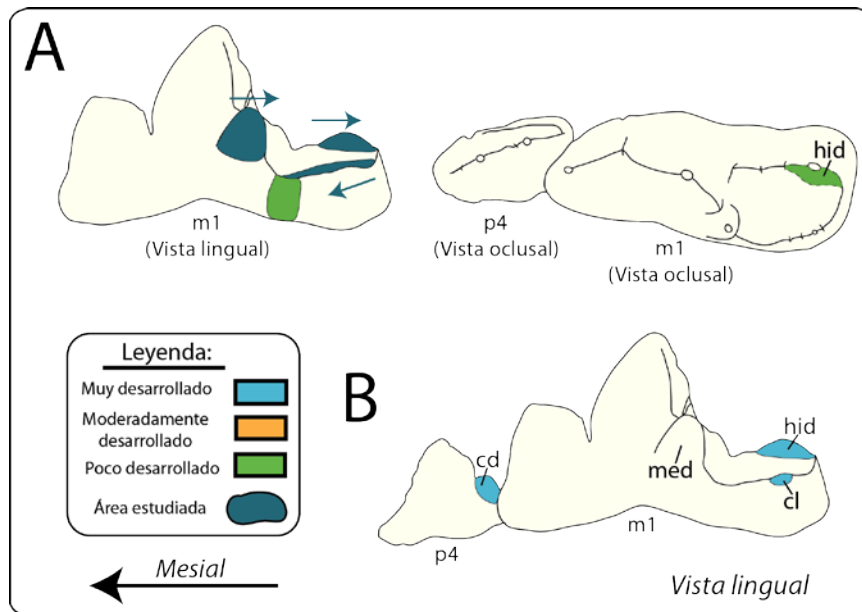


Fig. D19. Caracteres de la dentición inferior de *Phoberocyon aurelianensis* según el ejemplar estudiado de Sables de l'Orléanais. A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

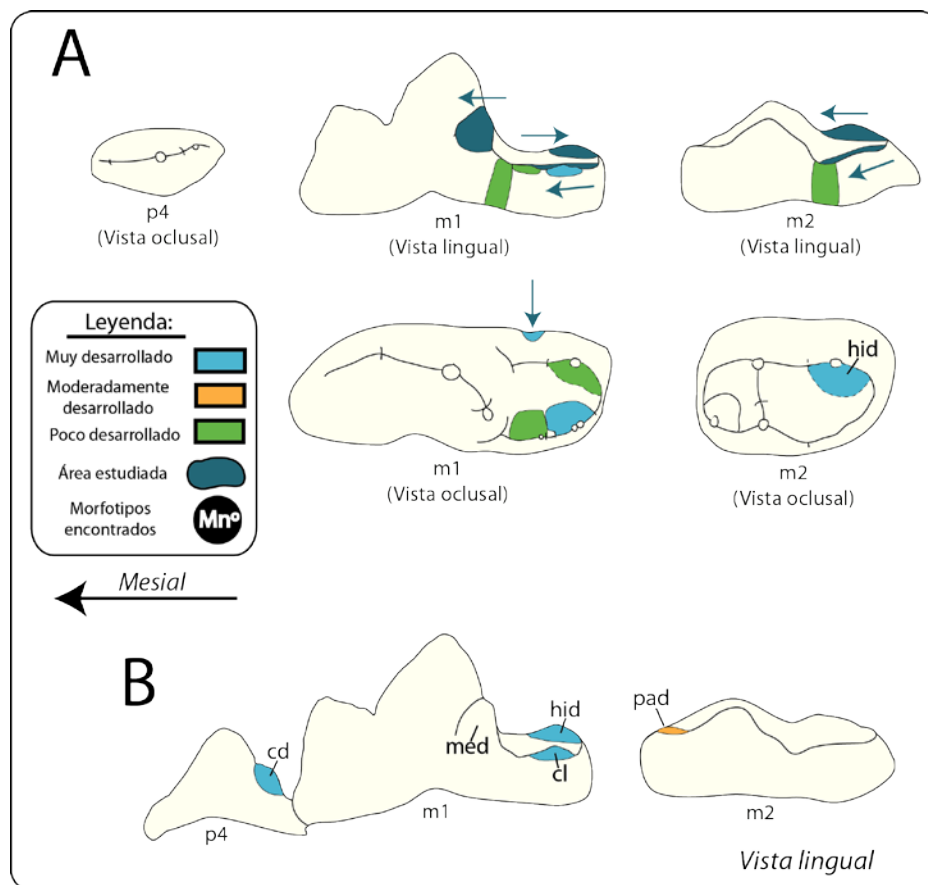


Fig. D20. Caracteres de la dentición inferior de *Phoberocyon johnhenryi* según los ejemplares estudiados de Thomas Farm. A, morfología; B, desarrollo de las cúspides. Imágenes orientadas en el mismo sentido.

***Phoberocyon hispanicus* Ginsburg y Morales, 1998**

Holotipo: MNCN 73194 (LO 1586), fragmento maxilar izquierdo con P4-M2, figurado por Ginsburg y Morales (1998, Fig. 10) y en el presente trabajo (Fig. 13.1).

Localidad tipo: Loranca Arenas

Edad: Mioceno inferior, MN2

Diagnosis en Ginsburg y Morales, 1998

Diagnosis enmendada (Fig. D21): el P4 puede presentar un parastilo muy poco desarrollado y cristiforme; lado mesolabial del paracono del P4 está muy abombado; protocono del P4 alargado mesodistalmente, moderadamente alto, muy poco ó moderadamente proyectado y sentido de proyección distal; M1 subcuadrado ó subrectangular; protocono del M1 bastante alto y grácil; metacónulo del M1 moderadamente alto y grácil; extremo mesolingual del M1 poco desarrollado; lado mesial del M1 bastante inclinado en sentido distal, o bien, con la parte mesolabial muy inclinada en sentido distal y la parte mesolingual prácticamente perpendicular al lado labial del diente; lado distal del M1 bastante inclinado en sentido mesial; protocono del M2 muy bajo y grácil; metacónulo o rama distal de la crista media del M2 grácil; metacono del M2 bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono; p4 elíptico y con cúspide mesial accesoria muy reducida; metacónido del m1 en posición distal, con respecto al protocónido; protocónido del m2 moderadamente alto; cúspides linguales del talónido del m2 altas; muralla lingual del talónido del m2 baja ó alta; e hipocónido del m2 alto.

1.5. Objetivos

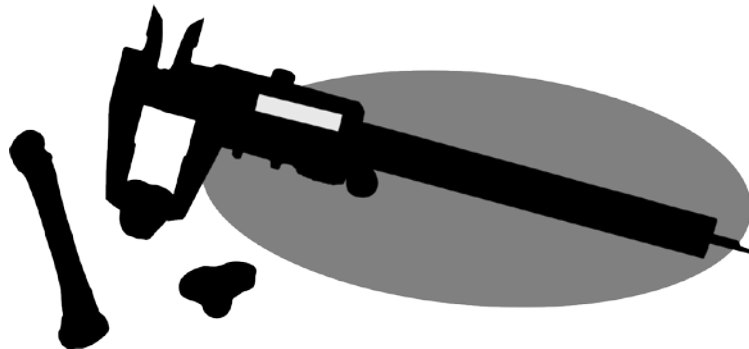
El objetivo principal de este trabajo es la revisión sistemática de los Hemicyonidae, utilizando la información morfológica y métrica de los restos craneales y dentognáticos existentes en los yacimientos del Mioceno de la Península Ibérica. Para llevar a cabo este objetivo se han tenido en cuenta los siguientes objetivos específicos:

- 1)** El conocimiento de la expresión de la variabilidad morfológica y métrica de los hemiciónidos a nivel global, especialmente de Eurasia y Norteamérica.
- 2)** La determinación taxonómica de los hemiciónidos de la Península Ibérica.
- 3)** La revisión de los taxones determinados en los otros continentes.
- 4)** La selección de los taxones más representativos, de los ejemplares mejor conservados y de los caracteres morfológicos, para el establecimiento de un análisis filogenético.
- 5)** La realización de un análisis cladístico, en el que se pretende resolver las relaciones filogenéticas entre las diferentes especies que constituyen el grupo Hemicyonidae. Y en definitiva, intentar responder a una serie de cuestiones que son objeto de debate o de controversia, en particular:

- Confirmar la distinción de los géneros considerados en trabajos previos: *Phoberocyon*, *Plithocyon*, *Hemicyon*, *Dinocyon*, *Zaragocyon* y *Agriotherium*.
- Si es posible diferenciar especies en estos géneros.
- Si hay clados bien diferenciados que permitan definir más de una subfamilia.
- Cómo se relaciona *Agriotherium* con el resto de taxones.

Capítulo II

Material y Métodos



2.1. Material

En el presente trabajo se han estudiado los restos fósiles del esqueleto craneal, procedentes de veintisiete yacimientos del Mioceno inferior y medio de la Península Ibérica: nueve yacimientos de la Cuenca del Tajo (Loranca Arenas, Marqués de Monistrol, La Retama, El Cañaveral, Puente de Vallecas, Carpetana, Henares 1, Alhambra-Túneles y Paracuellos 5); un yacimiento de la Cuenca del Ebro (Tarazona de Aragón); un yacimiento de la Cuenca del Duero (Cetina de Aragón); siete yacimientos de la Cuenca de Calatayud-Teruel (Ramblar 3B, Artesilla, El Terrero, Valdemoros 4A, Manchones, La Barranca y Arroyo el Val); dos yacimientos de la Cuenca del Vallès-Penedès (Els Casots, Can Marcet); seis yacimientos de la Cuenca de Lisboa (Quinta da Barbacena, Quinta do Pombeiro, Courelas do Covão, Olival da Suzana, Quinta da Farinheira, Quinta da Silvéria); y un yacimiento de la Cuenca de Levante (Buñol).

La mayoría del material fósil estudiado está depositado en las colecciones del MNCN-CSIC. Los ejemplares de Puente de Vallecas se encuentran en las colecciones del Museo de San Isidro de Madrid (España), el material de los yacimientos de Els Casots y de Can Marcet en las colecciones del ICP-Miquel Crusafont, los fósiles de los yacimientos de Portugal en la Academia das Ciências de Lisboa (Portugal), los ejemplares del yacimiento de Buñol en el MCN, los ejemplares de Artesilla y Tarazona de Aragón en el MCN de la UZ, y los fósiles del yacimiento de Venta del Moro en el MGV. En las listas de material del capítulo tres, algunos ejemplares han conservado entre paréntesis las siglas de campo o las utilizadas en trabajos previos.

Abreviaturas y definiciones de las medidas tomadas en el cráneo y dentición

A, anchura total. **Acd**, anchura mediolateral del proceso articular. **H**, altura de la corona desde la base hasta el ápice de la corona. **Hcd**, altura del proceso articular. **Hcd-Co**, altura desde el proceso articular hasta el proceso coronoides. **Hmd**, altura total de la mandíbula. **Hmdp2**, altura de la mandíbula a nivel del p2. **Hmdp4**, altura de la mandíbula a nivel del p4. **Hmdm1**, altura de la mandíbula a nivel del m1. **Hmdm2**, altura de la mandíbula a nivel del m2. **Hmdm3**, altura de la mandíbula a nivel del m3. **L**, longitud mesodistal total en la dentición; longitud de la mandíbula, desde el extremo más rostral hasta el extremo caudal del proceso angular. **LCm3**, longitud entre el canino y el m3. **LSD**, longitud entre el p4 y el m3. **LSM**, longitud de la serie molar inferior. **Ltal.**, longitud del talónido en m1. **Ltri.**, longitud del trigónido en m1.

Abreviaturas de los elementos anatómicos reconocidos en el cráneo y dentición

AC, arco cigomático. **ACF**, apófisis cigomáticas del hueso frontal. **BA**, basioccipital. **BT**, bula timpánica. **C**, cresta de separación entre la fosa maseterica y la fosa premaseterica. **C/c**, crista/cristida. **CA**, canal aliesfenoides. **CA/ca**, cúspide accesoria. **CAD**, conducto auditivo. **cd**, cúspide distal accesoria. **cdl**, crístida distolingual. **CHT**, cresta del hueso temporal. **Cl/ci**, cóngulo. **cl**, cúspides linguales. **CM/cm**, cúspide mesial accesoria. **CML**, cresta mesolingual. **CN**, cresta nugal. **COC**, cresta occipital. **CO**, cóndilo occipital. **cp**, cúspide principal (= protocónido). **CS**, cresta sagital externa. **CT**, cresta transversal. **ctal**, cuenca del talónido. **ctri**, cuenca del trigónido. **end**, entocónido. **enld**, entoconúlido. **ENP**, espina nasal caudal del palatino. **FC**,

foramen condilar. **FCV**, fosa condilar ventral. **FI**, foramen infraorbitario. **FM**, foramen mandibular. **FMA**, fosa masetérica. **FME**, foramen mentoniano. **FMG**, foramen magnum. **FO**, foramen oval. **FP**, fisura palatina. **FPG**, foramen postglenoideo. **FPM**, fosa premasetérica. **H/h**, hendidura. **HF**, hueso frontal. **HI**, hipocono. **hid**, hipocónido. **hild**, hipoconúlido. **HM**, hueso maxilar. **HN**, hueso nasal. **HPA**, hueso parietal. **HP**, hueso palatino. **HT**, hueso temporal. **LT**, línea temporal. **M**, mentón. **MAE**, meato auditivo externo. **ME**, metacono. **MEC**, metacónulo. **med**, metacónido. **MS**, metastilo. **PA**, paracono; proceso paraoccipital. **pad**, paracónido. **PAN**, proceso angular. **PAR**, proceso articular. **PC**, proceso coronoides. **PD**, protuberancia distal. **PG**, proceso postglenoideo. **PM**, proceso mastoideo. **PMC**, postmetaconulocrista. **POE**, protuberancia occipital externa. **PPC**, preprotocrista. **PR**, protocono. **prd**, protocónido. **PS**, parastilo. **PT**, pterigoideo. **RA**, rama ascendente de la mandíbula. **RH**, rama horizontal de la mandíbula. **S**, surco de separación entre el protocono y el resto del diente; sínfisis mandibular. **SAG**, superficie articular glenoidea. **tal**, talónido (hipocónido, hipoconúlido, entocónido y entoconúlido). **TL**, talón distolingual. **TN**, tubérculo nual. **tri**, trigónido (paracónido, protocónido y metacónido).

Abreviaturas Institucionales

AMNH, American Museum of Natural History, Nueva York. **FSL**, Faculté des Sciences de Lyon. **ICP**, Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Barcelona. **MAV**, Museo Anatómico de la Facultad de Medicina de la Universidad de Valladolid. **MCN**, Museu Ciències Naturals, Valencia. **MCN** de la **UZ**, Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza. **MGUV**, Museu de Geologia de la Universitat de València. **MHNL**, Musée des Confluences de Lyon. **MHNT**, Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse. **MNHN**, Muséum National d'Histoire Naturelle, París. **MNCN-CSIC**, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. **NHMUK**, Natural History Museum United Kingdom, Londres. **NHMW**, Naturhistorisches Museum Wien. **SAM**, South African Museum. **UCBL**, Université Claude-Bernard Lyon I, Villeurbanne.

Material fósil para el análisis filogenético

A continuación se enumera el material empleado en el análisis cladístico del presente trabajo, procedente de varias de las localidades estudiadas de la Península Ibérica (Fig. 4), y los taxones más representativos y mejor conservados de otros continentes:

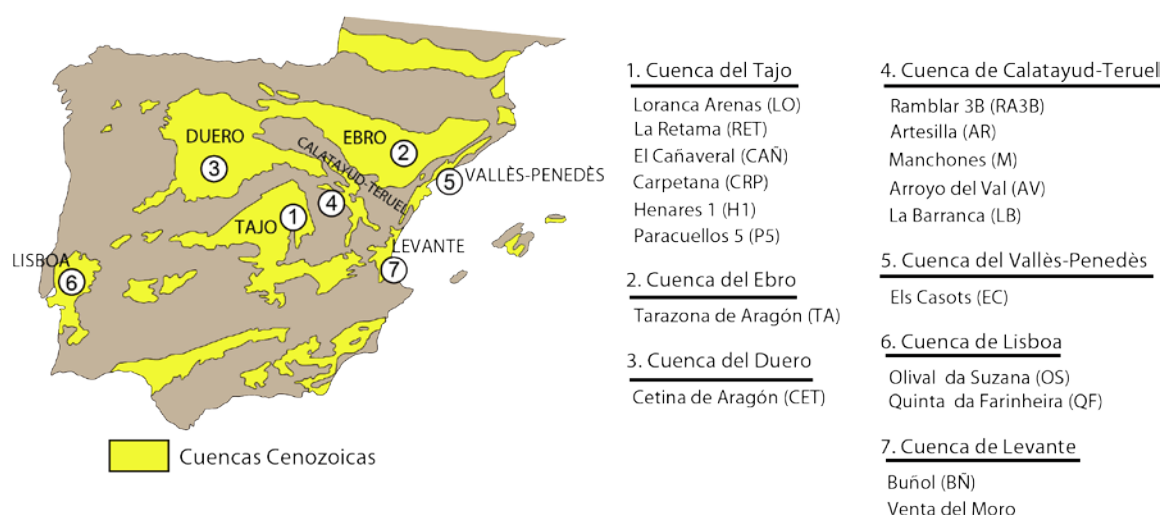


Fig. 4. Distribución de las Cuenas Ibéricas y de las localidades empleadas en el análisis cladístico.

1. Cuenca del Tajo:

***Phoberocyon hispanicus* (LO):** MNCN 73194 (fragmento de maxilar izquierdo con P4-M2), MNCN 74505 (fragmento de maxilar izquierdo con P4 y M2), MNCN 74506 (fragmento de maxilar izquierdo con P4-M2), MNCN 74507 (fragmento de hemimandíbula izquierda con m2), MNCN 74523 (P4 derecho aislado), MNCN 74529 (P4 izquierdo aislado), MNCN 74521 (M1 izquierdo aislado), MNCN 74522 (M1 izquierdo aislado), MNCN 74527 (M1 derecho aislado), MNCN 74528 (M1 izquierdo aislado), MNCN 74520 (M2 izquierdo aislado), MNCN 74538 (p4 izquierdo aislado), MNCN 74509 (m1 izquierdo aislado), MNCN 74510 (m1 derecho aislado), MNCN 74514 (m1 izquierdo aislado), MNCN 74515 (m1 derecho aislado), MNCN 74516 (fragmento mediodistal de m1 derecho aislado), MNCN 74525 (m1 izquierdo aislado), MNCN 74530 (m2 izquierdo aislado), MNCN 74532 (m2 derecho aislado), MNCN 74536 (m2 izquierdo aislado).

***Plithocyon conquense* (RET):** MNCN 73196 (hemimandíbula izquierda con c-p3 y m1-m2), MNCN 73200 (hemimandíbula derecha con c y p2-m3), MNCN 73197 (M2 derecho aislado), MNCN 73198 (m1 izquierdo aislado).

La Retama sp. II: MNCN 73199 (fragmento de maxilar derecho con P4-M2), MNCN 73202 (M1 izquierdo aislado), MNCN 73201 (M2 izquierdo aislado).

El Cañaveral: CAÑ-29 (fragmento de hemimandíbula izquierda con p2-m2), CAÑ-71 (fragmento de hemimandíbula izquierda con m1-m2), CAÑ-1165b (mandíbula con c, p2-m2 izquierdos; c, p2-m2 derechos), CAÑ-73 (hemimandíbula derecha con i2 y p4-m3), CAÑ-68 (fragmento de hemimandíbula izquierda con m1-m3).

Carpetana: CRP 08/17/237a,b (M1 y M2 izquierdos aislados). CRP 08/17/6145A (fragmento rostral de cráneo con I1, I2, C, P4 y M2 derechos; I1, I3, C, P2, P4-M2 izquierdos), CRP 08/17/5795 (hemimandíbula izquierda con ¿i3?, c y p4-m2) y CRP 08/17/5796A (hemimandíbula derecha con c, p1-p3 y m1-m2) de un mismo individuo. CRP 08/17/10354

(fragmento de maxilar izquierdo con P4-M2), CRP 08/17/10220 (hemimandíbula izquierda con p1-p2, fragmento de p3, p4-m2) y CRP 08/17/10221 (hemimandíbula derecha con p3-m1) de un mismo individuo. CRP 08/17/1721 (M2 derecho aislado).

***Hemicyon sansaniensis sansaniensis* (H1):** MNCN 49363 (fragmento de maxilar izquierdo con P4-M2) y MNCN 69482 (m1 izquierdo aislado).

***Plithocyon armagnacensis* (P5):** MNCN 73185 (P4 derecho aislado), MNCN 73187 (M1 derecho aislado), MNCN 73188 (M2 derecho aislado) y MNCN 73186 (m1 derecho aislado) de un mismo individuo.

2. Cuenca del Ebro:

***Hemicyon mayoralii* (TA en par.):** MPZ 2000/3569 (fragmento anterior de cráneo con P2-M2 derechos; P3-M2 izquierdos), MPZ 97/599 (m1 izquierdo aislado) y MPZ 97/600 (m2 derecho aislado). Todos estos especímenes pertenecen al mismo individuo.

3. Cuenca del Duero:

***Zaragocyon daamsi* (CET):** MNCN 35355 [fragmento de maxilar derecho con M1-M2, hemimandíbula derecha con c-m2, fragmento de hemimandíbula izquierda con m1-m2, P4 (izquierdo aislado), M1 (izquierdo aislado), M2 (izquierdo aislado)], s/n (fragmento de hemimandíbula izquierda con p1-p2), s/n (p1 izquierdo aislado), s/n (p2 derecho aislado), s/n (p3 izquierdo aislado) y s/n (p4 izquierdo aislado).

4. Cuenca de Calatayud-Teruel:

***Phoberocyon hispanicus* (RA3B):** MNCN 33129 (fragmento de maxilar derecho con C-P1 y fragmento de P2), MNCN 33163 (fragmento de maxilar derecho con P4-M2) y MNCN 73195 (hemimandíbula izquierda con c, p2, p4-m2). Todos ellos pertenecen a un mismo individuo.

***Hemicyon stehlini* (AR):** MPZ-16503 (fragmento de maxilar derecho con P3-M2), MPZ-16504 (fragmento de hemimandíbula izquierda con m1-m2) y MPZ-16505 (m2 izquierdo aislado).

***Hemicyon sansaniensis sansaniensis* (M):** MNCN 73189 (M1 izquierdo aislado), MNCN 73191 (M2 derecho aislado) y MNCN 73192 (M2 izquierdo aislado).

***Plithocyon armagnacensis* (AV):** MNCN 73141 (hemimandíbula derecha con c, p2-m2) y MNCN 73142 (fragmento de hemimandíbula izquierda con p4-m2). Estos dos ejemplares probablemente pertenecen al mismo individuo.

***Hemicyon* sp. aff. *Hemicyon sansaniensis* (LB):** MNCN 73146 (m1 derecho aislado), MNCN 73147 (m1 izquierdo aislado), MNCN 73148 (m2 derecho aislado) y MNCN 73149 (m2 izquierdo aislado). Estos ejemplares probablemente pertenecen al mismo individuo.

5. Cuenca del Vallès-Penedès:

Els Casots sp. I: IPS10096 (fragmento de maxilar izquierdo con P3-P4), IPS10071 (fragmento de maxilar derecho con P4-M2), IPS10074 (fragmento de maxilar derecho con M1-M2), IPS10092 (hemimandíbula izquierda con p1-m2), IPS24120 (hemimandíbula derecha con c, p1, p4-m2), IPS24751 (hemimandíbula derecha con c, p3-m1). IPS10106 (P4 izquierdo aislado), 94253 (P4 izquierdo aislado), IPS24127 (M1 izquierdo aislado), IPS10089 (M2 derecho aislado), IPS24126 (M2 izquierdo aislado), IPS10095 (m1 derecho aislado), IPS 10100 (m2 izquierdo aislado).

Els Casots sp. II: IPS10097 (fragmento de hemimandíbula izquierda con m1), IPS10098 (fragmento de hemimandíbula izquierda con m1), IPS10146 (m2 derecho aislado).

6. Cuenca de Lisboa

***Hemicyon sansaniensis parvus* (OS) + *Plithocyon antunesi* (OS, QF):** hemimandíbula izquierda con p4-m2 de Olival da Suzana, M2 izquierdo aislado de Olival da Suzana y fragmento de maxilar derecho con M2 de Quinta da Farinheira.

***Hemicyon sansaniensis parvus* (QF):** fragmento de maxilar derecho con P4-M2. Los caracteres observados en este maxilar, sólo fueron considerados en la diagnosis de *H. stehlini* (Fig. D2) del apartado de Paleontología Sistemática.

7. Cuenca de Levante:

***Hemicyon stehlini* (BÑ en par.):** MCN BSC 4 (fragmento de maxilar izquierdo con M1-M2), MCN PaN 715 (m2 derecho aislado).

Buñol sp. II: MCN BSC 6 (fragmento de hemimandíbula izquierda con m1), MCN Bñ 44 (m1 izquierdo aislado). Los caracteres observados en estos dos ejemplares, sólo fueron considerados en la diagnosis de *Plithocyon barstowensis* (Fig. D13) del apartado de Paleontología Sistemática.

Venta del Moro: MGUV-15900 [hemimandíbula izquierda con c, i1 (MGUV-15901), i2 (MGUV-15902), i3 (MGUV-14507), p1 (MGUV-15903), p4-m2 y m3 (MGUV-15908)] y MGUV-15899 [hemimandíbula derecha con c, i1 (MGUV-15904), i2 (MGUV-15905), i3 (MGUV-15906), p4 (MGUV-15907) y m1-m2] de un mismo individuo. MGUV-25897 [hemimandíbula derecha con c (VV-17522) y p4-m2], VV-17772 [hemimandíbula derecha con c (VV-17657), p4-m2 y m3 (VV-17668)], MGUV-25894 [hemimandíbula izquierda con c (VV-17533), p4 (MGUV-25896), m1 y m2 (MGUV-25895)], MGUV-14508 (P4 izquierdo aislado), MGUV-15769 (M1 derecho aislado, réplica), MGUV-15768 (M2 izquierdo aislado, réplica).

Los molares MGUV-15769 (VM-30) y MGUV-15768 (VM-31) se atribuyeron a *Agriotherium roblesi* por Morales y Aguirre (1976, Pág. 41), y también fueron estudiados por Morales (1984, Pág. 38). El estudio de esta dentición y de nuevo material hallado en las últimas campañas de excavación, se encuentra bastante avanzado. En este trabajo sólo se ha incluido

la codificación de sus caracteres morfológicos y de tres especies (*A. sivalensis*, *A. africanum* y *A. insignis*).

Taxones euroasiáticos, americanos y africanos:

Género *Agriotherium*:

Agriotherium sivalensis (Cautley y Falconer, 1836): NHMUK PV OR 39721 (cráneo con C, P4-M2 izquierdos y derechos) (Cautley y Falconer, 1868, Pl. 26, Figs. 1 y 2) y NHMUK PV OR 39722 (hemimandíbula derecha con p4-m2) (Cautley y Falconer, 1868, Pl. 26, Figs. 3 y 4) de Siwaliks.

Agriotherium africanum Hendey, 1972: SAM-PQ-L45062 [cráneo con I1-I2, C, P3, P4-M2 derechos, y I2-I3, C, P3-M2 izquierdos; hemimandíbula izquierda con i1-i3, c, p1, p4-m3 (Hendey, 1980, Figs. 2 y 4); y hemimandíbula derecha con c, p1, p4-m3 (en fotos hechas)], SAM-PQ-L41404 (fragmento de maxilar izquierdo con P4-M2) (Hendey, 1980, Fig. 6B), SAM-PQ-L45137 (fragmento de maxilar izquierdo con P4-M2) (Hendey, 1980, Fig. 7), SAM-PQ-L55012 (fragmento de maxilar derecho con P4-M1) (Hendey, 1980, Fig. 6A), SAM-PQ-L2045 (fragmento de maxilar izquierdo con P4) (Hendey, 1972, Pl. 19, Figs. A-E; 1980, Fig. 9B), SAM-PQ-L46074 (P4 derecho aislado) (Hendey, 1980, Fig. 9A), SAM-PQ-L48564 (M2 izquierdo aislado) (Hendey, 1980, Fig. 12B), SAM-PQ-L47698 (M2 izquierdo aislado) (Hendey, 1980, Fig. 12C), SAM-PQ-L47242 (M2 derecho aislado) (Hendey, 1980, Fig. 12A), SAM-PQ-L50005 (m1 derecho aislado), SAM-PQ-L50006 (m1 izquierdo aislado) (Hendey, 1980, Fig. 10B), SAM-PQ-L50004 (m1 y m2 izquierdos aislados) (Hendey, 1980, Figs. 10A y 11A) de Langebaanweg.

Agriotherium insignis (Gervais, 1859): s/n (maxilar izquierdo con P4-M2) (Gervais, 1859, Pl. 81, Figs. 3 y 4; Frick, 1926, Fig. 22) de Montpellier, depositado en el MNHN. También UCBL-FSL 40189 (hemimandíbula derecha con p4-m1) (Viret, 1939, Pl. 2, Fig. 1) y UCBL-FSL 467 (hemimandíbula derecha con m1-m2) (Viret, 1939, Pl. 2, Fig. 2) de Montpellier.

Género *Dinocyon*:

Dinocyon thenardi Jourdan, 1861: MHNL LGR 1385 (hemimandíbula derecha con m1-m3) (Filhol, 1881, Pl. III, Figs. 4 y 5), FSL 5016 (M1 izquierdo aislado) (Viret, 1951, Pl. I, Fig. 10) (réplica del AMNH), MHNL LGR 1144 (M1 derecho aislado) (Filhol, 1881, Pl. III, Figs. 6 y 11) y MHNL LGR 1145 (M2 izquierdo aislado) (Filhol, 1881, Pl. III, Fig. 12) de La Grive-Saint-Alban. También s/n (m2 derecho aislado) de Poysbrunn (Thenius, 1947, Fig. 1) (réplica del NHMW).

Género *Hemicyon*:

Hemicyon teilhardi Colbert, 1939: AMNH FM 26594 (cráneo con I1-3, C-M2 derechos e izquierdos, y mandíbula con i1-i3, c, p2-m3 derechos y c, p2-m3 izquierdos) (Colbert, 1939, Figs. 1-4, 5B), AMNH FM 26595 (fragmento de maxilar izquierdo con P4-M2 y hemimandíbula derecha con p1-m3) y AMNH FM 26596 (hemimandíbula izquierda con i3, c, p3-m3) de Wolf

Camp, formación Tung Gur, y AMNH FM 26213 (hemimandíbula derecha con raíz del c, fragmentos de p1 y p2, y p3-m2) de Tung Gur escarpe, formación Tung Gur (Colbert, 1939, Fig. 5A).

Hemicyon sansaniensis Lartet, 1851: SAN 347 (fragmento de maxilar izquierdo con C, P4-M2) (Ginsburg, 1961, Pl. VII, Fig. 2) y SAN 348 (hemimandíbula izquierda con c, p2-m3) (Ginsburg, 1961, Pl. VII, Fig. 1) de un mismo individuo de Sansan, depositado en el MHNT. MNHN.F.Sa 226 (fragmento de hemimandíbula izquierda con p3-m3) de Sansan (Filhol, 1891, Pl. VIII, Figs. 1 y 5; Ginsburg, 1961, Pl. VIII, Fig. 1), y SIM 1995 29 (fragmento de maxilar derecho con M1 y M2) (Gervais, 1859, Pl. 81, Fig. 9) de Simorre, depositado en el MHNT.

Hemicyon stehlini Hürzeler, 1944: No.969 (hemimandíbula izquierda con p4-m2) de Pontlevoy (Stehlin y Helbing, 1925, Fig. 7a, b, c; Hürzeler, 1944, Figs. 10-12) (réplica MHNL PO 125). MHNT.PAL.2004.0.67.1 (cráneo con C, P2-M2 derechos; I3, C, P2-M2 izquierdos) y MHNT.PAL.2004.0.67.2 (hemimandíbula izquierda con c, p2-m2) de un mismo individuo, BÉON D3 165 (M1 izquierdo aislado) y NO 36 (M1 derecho aislado) de Montréal du Gers, depositados en el MHNT.

Hemicyon gargan Ginsburg y Morales, 1998: Fs 6412 (fragmento de maxilar izquierdo con P4-M2) de Noyant-sous-le-Lude (Ginsburg y Morales, 1998, Fig. 29) (réplica del MNCN) y M 3222 (M1 izquierdo aislado) (Ginsburg y Morales, 1998, Pl. I, Fig. 4) de Pont-Boutard (réplica del MNCN).

Género *Plithocyon*:

Plithocyon armagnacensis Ginsburg, 1955: MNHN.F.Sa 244 (porción rostral de cráneo con I3, C, P3-M2 derechos; I3, C, P4-M2 izquierdos) y MNHN.F.Sa 245-246 (mandíbula con m1-m3 derechos, y c, p2-p3, m1-m3 izquierdos) de Sansan (Filhol, 1891, Pl. VII y IX; Ginsburg, 1961, Pl. VI).

Plithocyon barstowensis (Frick, 1926): AMNH FM 20810 (fragmento de maxilar izquierdo con P4-M2. Mandíbula con p2-m2 derechos y m1-m3 izquierdos) (Frick, 1926, Figs. 6 y 11), AMNH FM 20820 (basicráneo y mandíbula con c, p1, p3-m3 derechos; p1, p3, m1-m3 izquierdos) (Frick, 1926, 12A), AMNH FM 20816 (maxilar con P3, M1-M2 derechos; P3-M2 izquierdos) (Frick, 1926, Fig. 8), AMNH FM 20821 (porción rostral de cráneo con P2-M2 derechos; C, P2-M2 izquierdos) (Frick, 1926, 12A), AMNH FM 20818 (fragmento de maxilar derecho con M1-M2), AMNH FM 20813 (hemimandíbula derecha con c, p1, p3-m2) (Frick, 1926, Figs. 3 y 12), AMNH FM 20824 (hemimandíbula derecha con p2), AMNH FM 20817 (P4 derecho aislado), AMNH FM 20815a (m1 derecho aislado) y AMNH FM 20819 (m1 izquierdo aislado) de Barstow.

Plithocyon bruneti Ginsburg, 1980: MD 25 (P4 derecho aislado), Fs 3833 (m1 derecho aislado) (Ginsburg, 1980, Fig. 1), Fs 2373 (m1 derecho aislado), M 4837 (m1 izquierdo aislado) y MD 26 (m2 derecho aislado) (Ginsburg y Morales, 1998, Fig. 3) de Faluns d' Anjou. Réplicas depositadas en el MNCN.

Plithocyon ursinus (Cope, 1875): AMNH FM 21101 (cráneo con I1, I3, C, P2, P4-M2 derechos y I1-I3, C, P2, P4-M2 izquierdos; y mandíbula con c, p3-m2 derechos y m1 izquierdo) de Santa Fé, Nuevo México (Frick, 1926, Figs. 5, 9, 10, 10A, 13A, 13B, 14 y 15).

Género *Phoberocyon*:

Phoberocyon aurelianensis (Mayet, 1908): ML-PAL-29902 (hemimandíbula derecha con p4 y m1) de Sables de l'Orléanais (Mayet, 1908, Pl. IX, Fig. 3; Ginsburg y Morales, 1998, Fig. 26). Depositada en el Musée des Sciences-CCSTI de Laval.

Phoberocyon johnhenryi (White, 1947): AMNH FM 98607 (M.C.Z 4059) (hemimandíbula derecha con c y p2-m2) (Tedford y Frailey, 1976, Fig. 1A-B) (réplica) y AMNH F:AM 98608 (hemimandíbula izquierda con p1-m2) (Tedford y Frailey, 1976, Fig. 1C-D) de Thomas Farm.

Material actual de comparación:

El material de comparación de mamíferos actuales empleado ha sido: **(1) *Canis lupus*:** un ejemplar macho (MNCN 16150); un ejemplar hembra (MHNL 50000262), un ejemplar macho (MHNL 50000276) y dos ejemplares (MHNL 50000275, MHNL 50000277). **(2) *Ailuropoda melanoleuca*:** un ejemplar macho (MNCN 12831). **(3) *Ursus arctos*:** dos ejemplares macho (MNCN 11272, MNCN 16821); un ejemplar hembra (MHNL 50000526) y otro ejemplar (MHNL 50000520). **(4) *Helarctos malayanus*:** tres ejemplares (MHNL 50000513, MHNL 50000528, MHNL 50000529). **(5) *Selenarctos thibetanus*:** un ejemplar macho (MHNL 50000524). **(6) *Tremarctos ornatus*:** un ejemplar hembra (MNCN 3661); un ejemplar hembra (MAV 1661); un ejemplar macho (M-174256) y tres ejemplares (M-67732, M-149302, M-217682) del AMNH.

2.2. Métodos

Los caracteres morfológicos utilizados en el análisis cladístico fueron codificados con el programa informático Mesquite versión 2.75 (build 564) para crear una matriz de caracteres. Una vez realizada la matriz se procedió a realizar dos tipos de análisis filogenéticos:

Análisis de máxima parsimonia. Los datos morfológicos fueron analizados con el programa TnT 1.5 (Goloboff y Catalano, 2008), polarizando los caracteres de acuerdo con el método de "outgroup". Como "outgroup" o grupo externo se utilizó a *Canis lupus*, ya que para los caracteres cráneo-mandibulares y dentarios esta especie presenta una morfología que podría considerarse bastante primitiva para los carnívoros, especialmente los Caniformia. En el "ingroup" o grupo interno se han incluido las localidades estudiadas con el mayor número de ejemplares y con el mejor estado de conservación. Además de varios taxones euroasiáticos, americanos y africanos (ver listado del subcapítulo 2.1.). Con este software se realizó una búsqueda tradicional (traditional search) con "Tree Bisection Reconnection" (TBR) y 1000 réplicas, que recuperó 40 árboles igualmente parsimoniosos. A partir de estos árboles se

calcularon los consensos estricto y “majority rule” al 50%. También se calcularon los soporte de ramas Bootstrap y Bremer, pero los valores obtenidos fueron muy bajos. Con el programa informático MacClade 4.05 OS X se reconstruyó la distribución de los estados de carácter sinapomórficos de los nodos del árbol propuesto en el consenso estricto (ver Fig. 124).

Análisis Bayesiano. El método de inferencia bayesiana consiste en conocer la probabilidad posterior, es decir, aquellas probabilidades que se estiman después de adquirir los datos con los que se realizará dicho análisis (Hall, 2001). Este método puede considerarse como una variante del análisis de máxima parsimonia, pero en lugar de buscar un único árbol que maximiza la probabilidad de observar los datos que se analizan, se busca el mejor conjunto de árboles, mediante varias búsquedas independientes que estiman la probabilidad posterior de todos los árboles, eligiéndose aquellos en los que esta sea mayor (Sánchez, 2005). Se emplearon el mismo “outgroup” e “ingroup” comentados y se procesó la misma matriz de caracteres morfológicos con el software MrBayes 3.2.7a (Ronquist et al., 2012). En este análisis se usó el modelo evolutivo Markov K para los caracteres morfológicos multiestado (Nylander et al., 2004), la aproximación de la probabilidad posterior de los nodos se llevó a cabo mediante el método de Markov Chain Montecarlo (MCMC), se ajustaron los rates=gamma y se produjo 1 millón de generaciones.

Todas las medidas fueron tomadas con calibre digital con el que se pueden tomar medidas de hasta 150 mm, y ocasionalmente con un calibre manual con el que se pueden tomar medidas de hasta 800 mm. Las medidas del cráneo y de las mandíbulas se han tomado siguiendo la metodología utilizada por Von den Driesch (1976) y Torres (1988), pero con algunas modificaciones (Figs. 5 y 6); en la dentición las medidas utilizadas se muestran en la Figura 7. Se empleó la terminología de Smith y Dodson (2003) para la orientación del esqueleto craneal y de la dentición; la terminología utilizada por Evans y de Lahunta (2010) y Barone (1999) para la nomenclatura anatómica del cráneo (Figs. 8 y 9); y la terminología de Ginsburg (1999) para la nomenclatura anatómica de los dientes, además de aquellos elementos empleados en la bibliografía sobre hemiciónidos (Fig. 10). La mayoría de las fotografías fueron hechas con una cámara Sony Cyber-shot® DSC-HX1, mientras que las del material de Can Marcet y algunas de los Casots se hicieron con una Nikon® D3200.

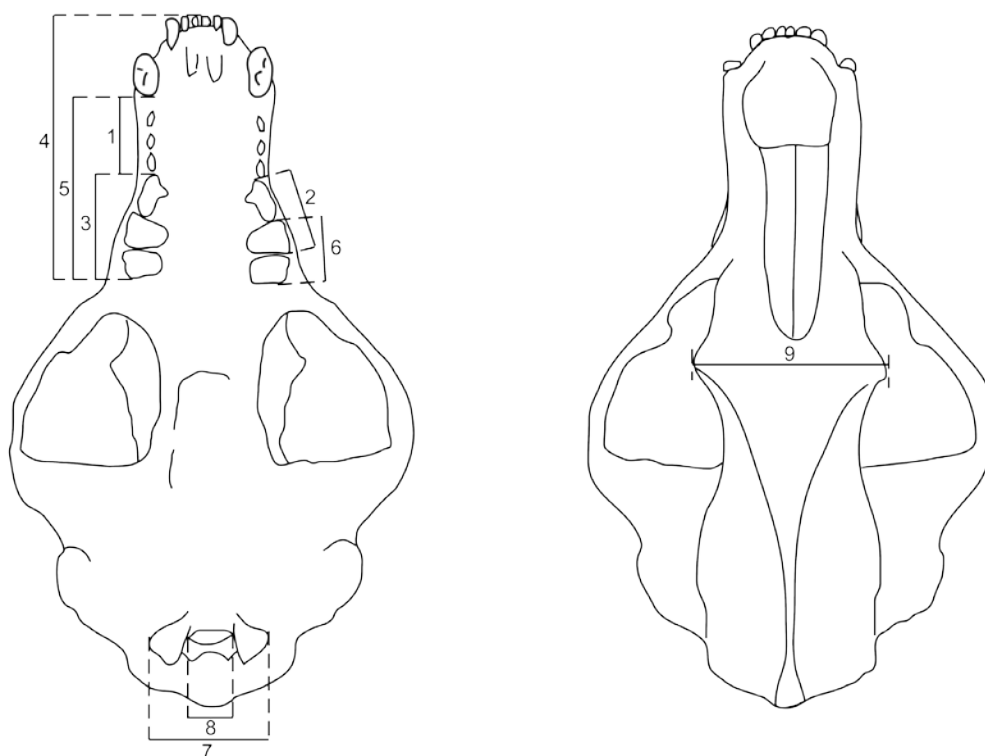


Fig. 5. Medidas tomadas en el cráneo. 1: Distancia C-P4. 2: Longitud P4+M1. 3: Longitud P4-M2. 4: Longitud de la serie dentaria. 5: Longitud final del C-M2. 6: Longitud M1+M2. 7: Anchura de los cóndilos occipitales. 8: Anchura del foramen magnum. 9: Anchura ente las apófisis cigomáticas del hueso frontal.

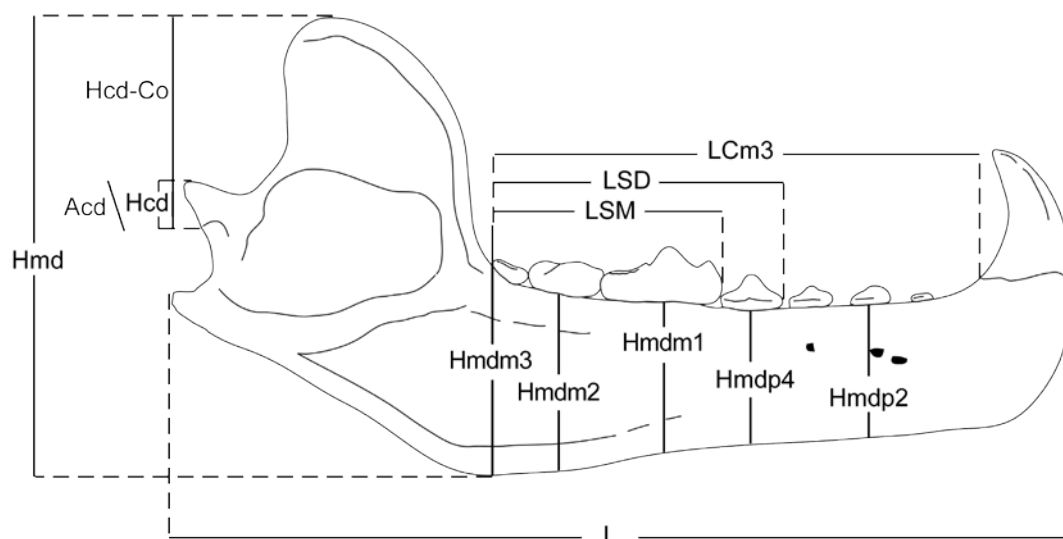


Fig. 6. Medidas tomadas en la mandíbula.

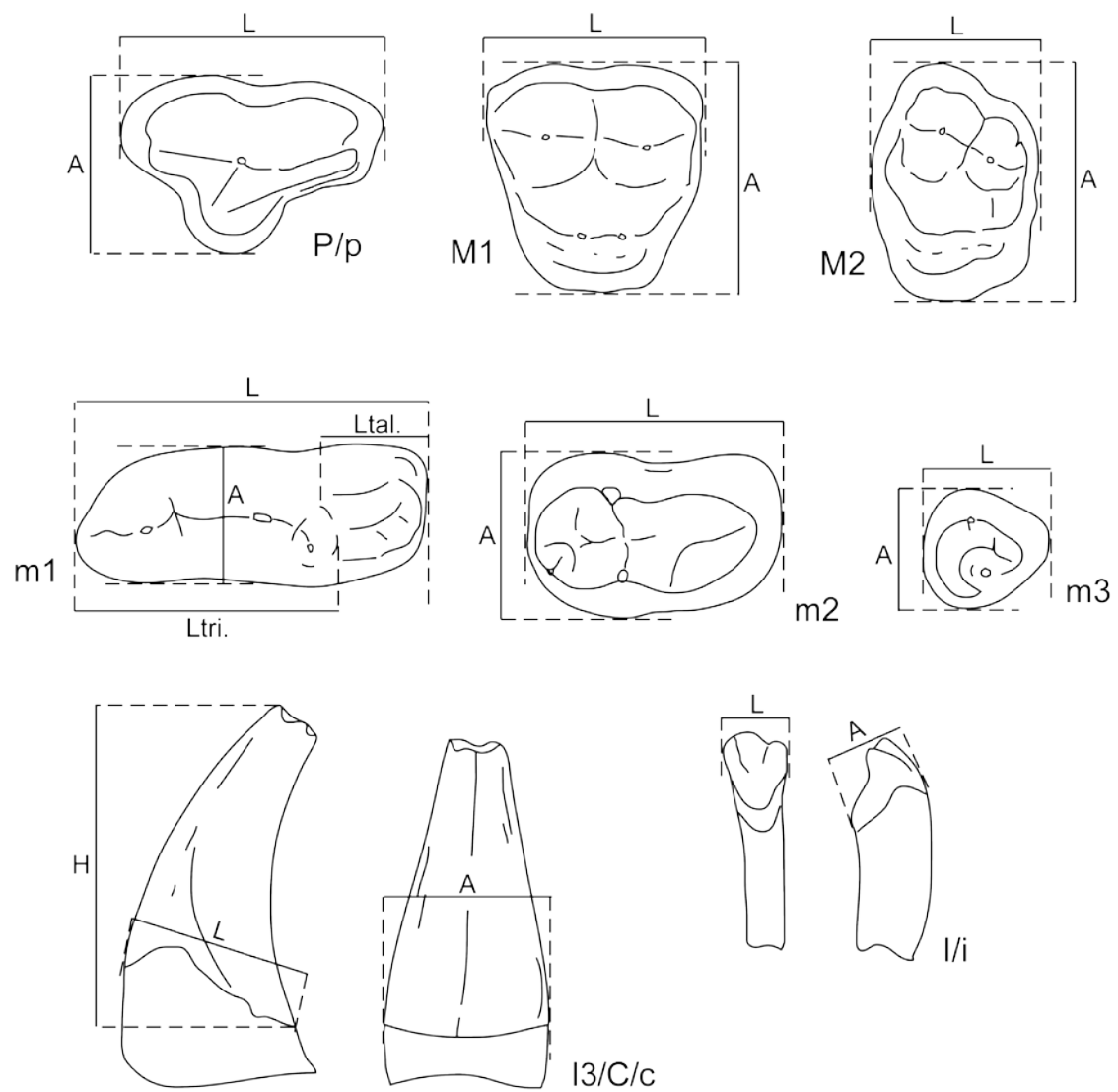


Fig. 7. Medidas tomadas en los dientes.

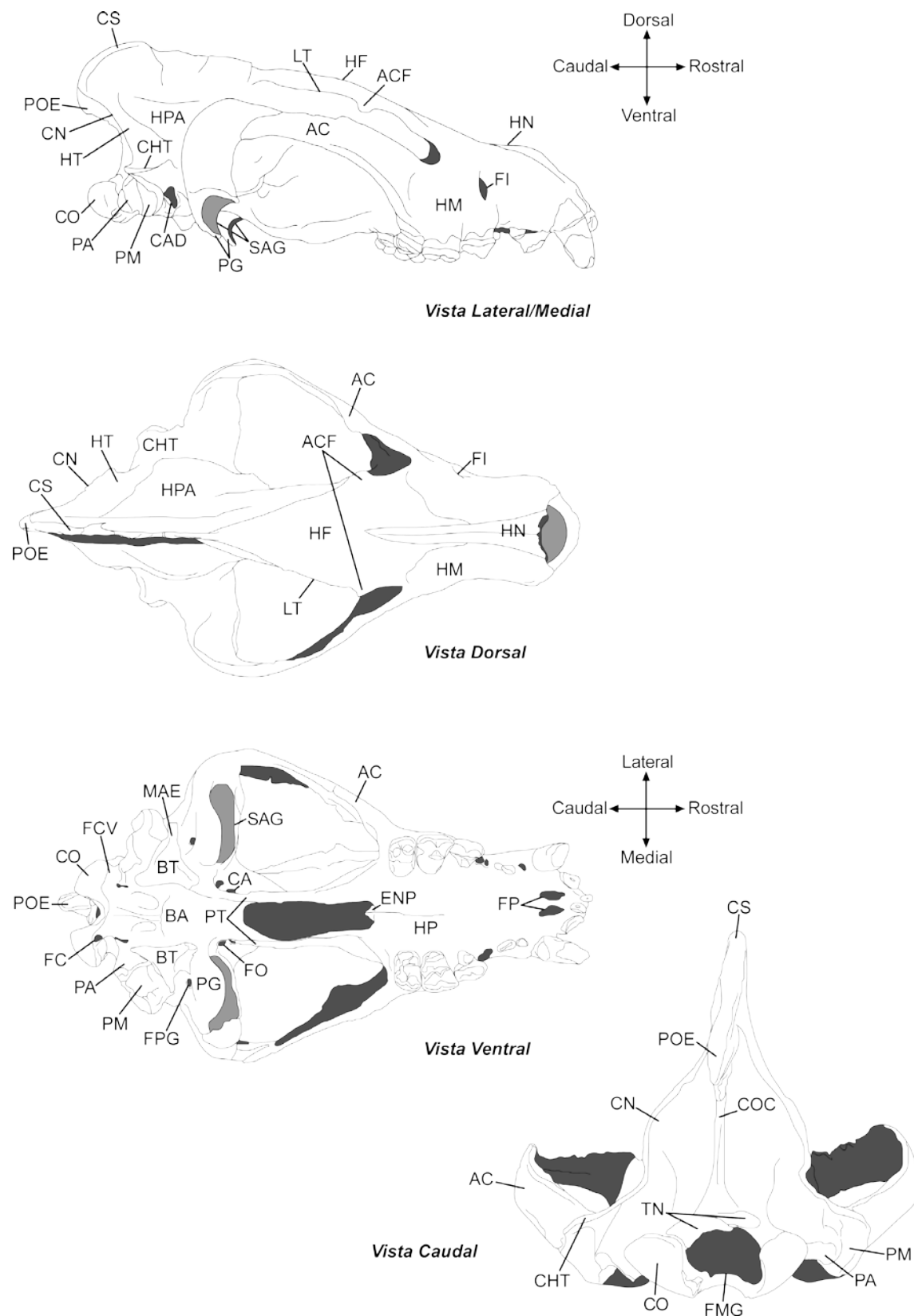


Fig. 8. Elementos anatómicos reconocidos en el cráneo.

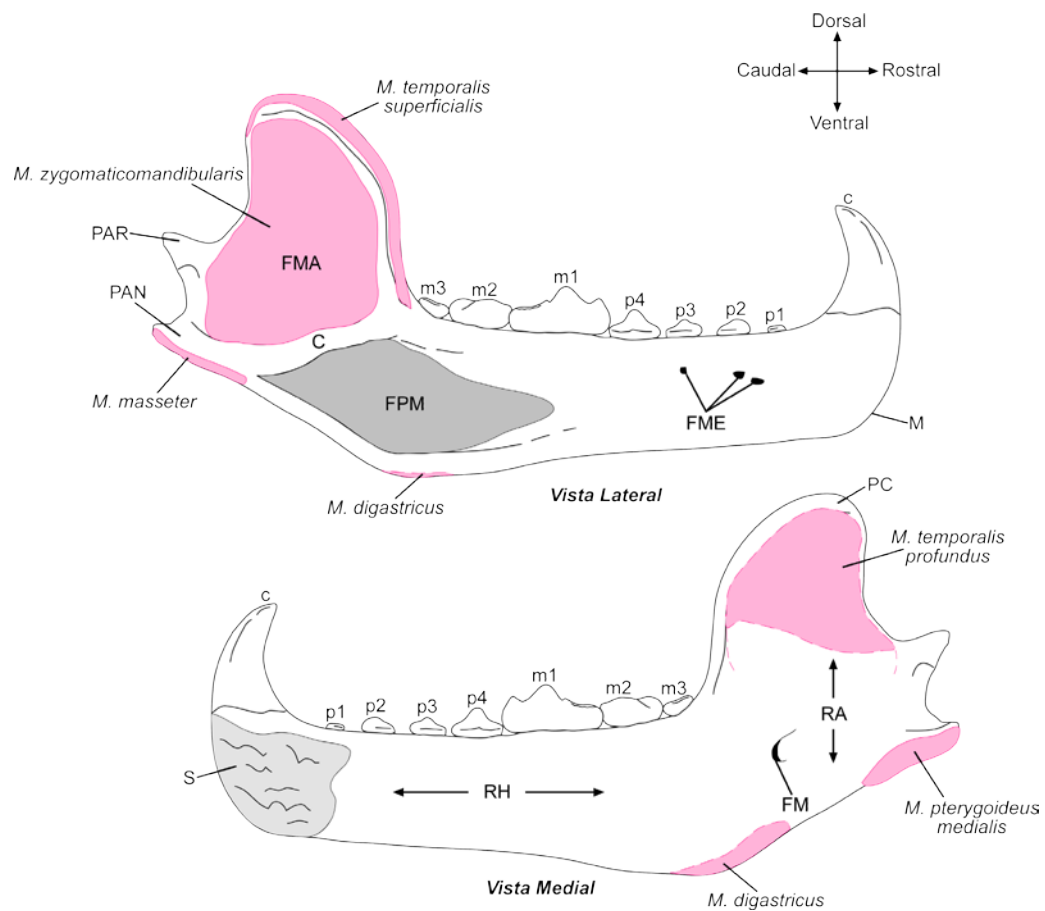


Fig. 9. Elementos anatómicos reconocidos en la mandíbula (inserciones musculares en rosa).

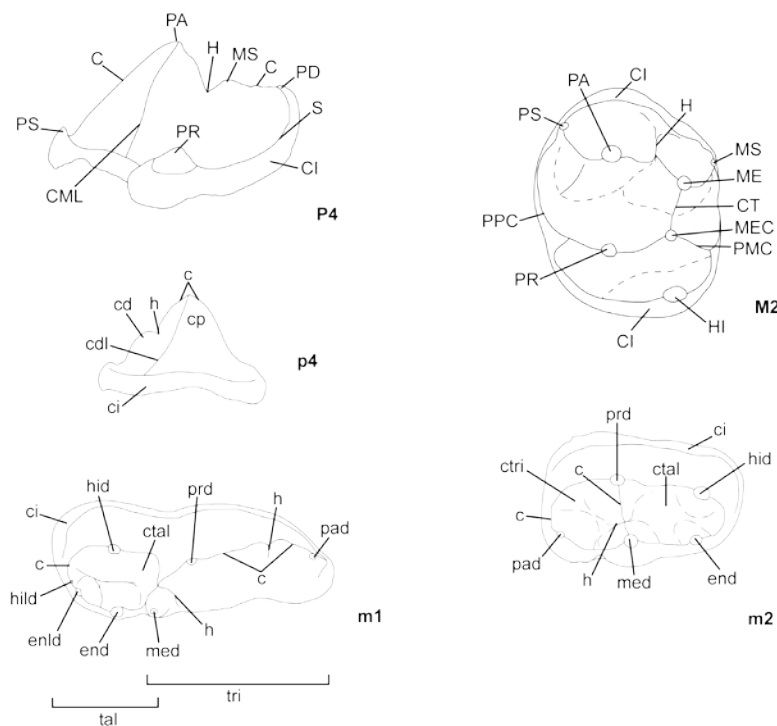


Fig. 10. Elementos anatómicos reconocidos en la dentición.

Capítulo III

Hemicyonidae de las Cuencas Ibéricas



3.1. Cuenca del Tajo



Introducción

La Cuenca del Tajo consiste en una cuenca intracratónica cenozoica de la Península Ibérica, formada durante la convergencia entre las Placas Africana y Euroasiática por la Orogenia Alpina (Vegas et al., 1990; Civis, 2004). Actualmente, esta cuenca se encuentra bordeada por tres cordilleras, con litologías y orígenes diferentes (Hernández Fernández et al., 2006): el Sistema Central al norte y oeste y los Montes de Toledo al sur, formados por materiales plutónicos y metamórficos, y la Cordillera Ibérica al este, constituida por carbonatos. Durante el Paleógeno, el levantamiento norte-sur de la Sierra de Altomira dividió a esta cuenca en otras dos más pequeñas, hacia el oeste la Cuenca de Madrid y la pequeña Cuenca de Loranca, al este (Gómez et al., 1996; Morales et al., 1993; 1999; Alonso-Zarza et al., 2004).

La Cuenca de Madrid destaca por la gran complejidad de sus depósitos neógenos (Fig. 11), con diversos tipos de facies, debido la sedimentación detrítica de materiales procedentes de la erosión de los sistemas montañosos circundantes (Alonso-Zarza et al., 2004; Hernández Fernández et al., 2006). Sin embargo, estos depósitos poseen una gran riqueza de restos fósiles de micro (Alberdi et al., 1981a; Sesé et al. 1985; López-Martínez et al., 1987, 2000; Hernández Fernández et al., 2006; Herráez et al., 2006; Hernández-Ballarín et al., 2010) y macromamíferos (Crusafont y Villalta, 1947; Morales y Soria, 1985; Ginsburg et al., 1997; Sánchez et al., 1998; López-Martínez et al., 2000; Hernández Fernández et al., 2006; Herráez et al., 2006). Muchos de estos fósiles fueron hallados durante las labores de urbanización de Madrid en los años 80, 90 y 2000. En este trabajo se ha estudiado el material de carnívoros, atribuidos a la familia Hemicyonidae de (Fig. 11): Marqués de Monistrol (MN5; Casa de Campo, Madrid), El Cañaveral (MN5; Coslada, Madrid) (Pesquero et al., 2008; Hernández-Ballarín et al., 2010), Carpetana (MN6; Carabanchel/Latina, Madrid) (Sancho, 2011, informe inédito; Pickford, 2013) y Alhambra-Túneles (MN6; próximo a Opañel, Madrid). Además de la revisión de los especímenes de: Puente de Vallecas (MN5; Vallecas, Madrid) (Morales y Soria, 1985), Henares 1 (MN6; Alcalá de Henares, Madrid) (Morales y Soria, 1985) y Paracuellos 5 (MN6; Paracuellos de Jarama, Madrid) (Morales y Soria, 1985).

En este capítulo también se ha incluido la revisión de los especímenes atribuidos a los hemiciónidos, *Phoberocyon hispanicus* de Loranca (MN2) y *Plithocyon conquense* de La Retama (MN5) por Ginsburg y Morales (1998), ambos localizados en la Cuenca de Loranca ó Depresión Intermedia, próximos a la localidad de Loranca del Campo (Cuenca, España) (Morales et al., 1993) (Fig. 12). Esta cuenca consiste en una larga y estrecha depresión con el eje principal orientado N-S (Morales et al., 1999), cuya estratigrafía ha sido estudiada en numerosos trabajos (Díaz Molina, 1974; Díaz Molina y López Martínez, 1979; Daams et al., 1986; Gómez et al., 1996; Álvarez Sierra et al., 2006b). Los primeros descubrimientos de fósiles fueron casi simultáneos hacia los años setenta (Morales et al., 1999), debido a la construcción del transvase Tajo-Segura y a las prospecciones de materiales radiactivos, en plena crisis del petróleo. El resultado de estos hallazgos fueron publicados en los trabajos de Crusafont y Quintero (1970, 1971) y Crusafont y Aguirre (1973). Pero sería en el trabajo de Díaz Molina y López Martínez (1979), donde se dio a conocer cerca de una docena de localidades fosilíferas que abarcan un espacio temporal de más de 30 millones de años.

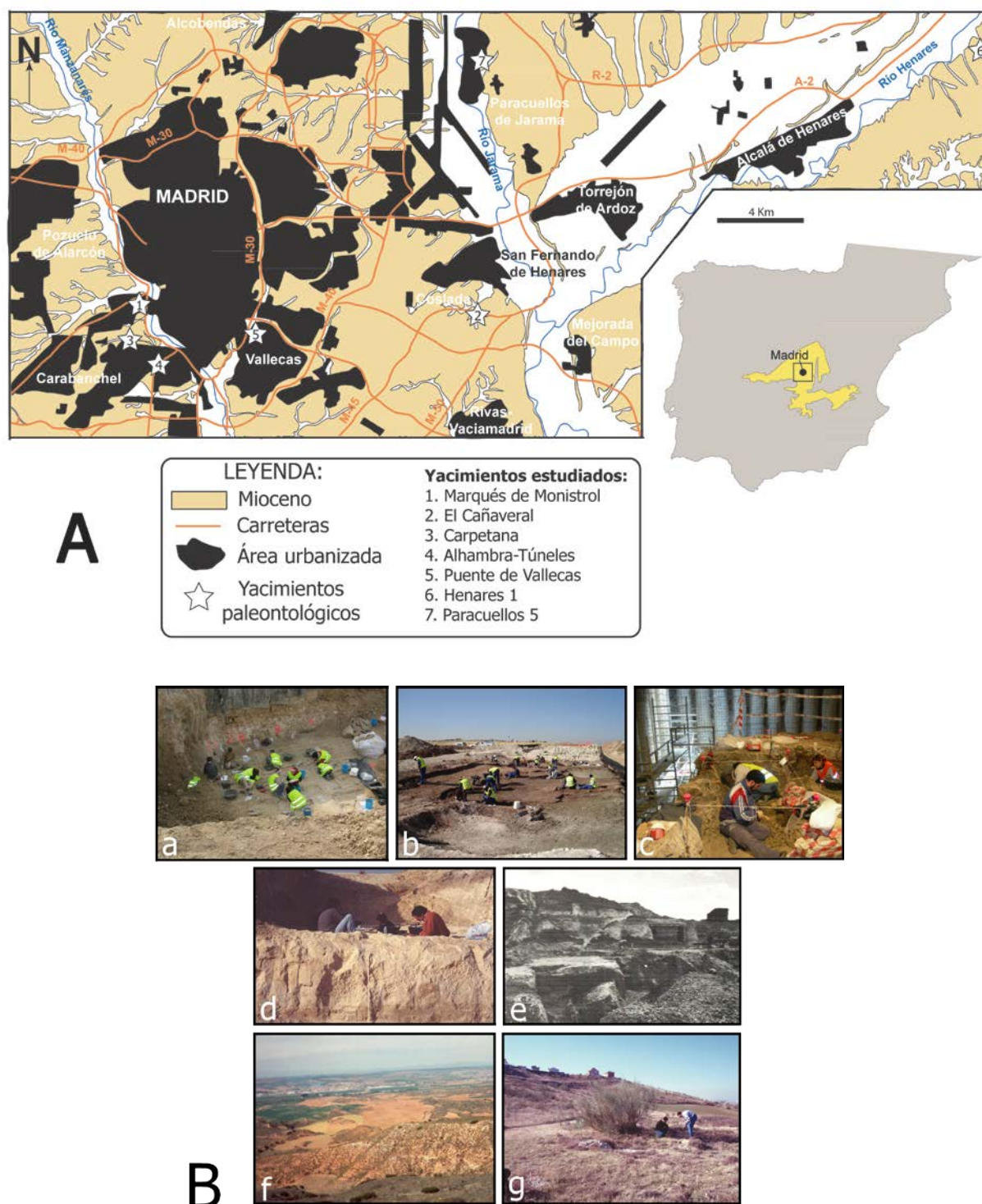


Fig. 11. **A:** mapa geológico de la Cuenca de Madrid y situación de los yacimientos paleontológicos estudiados [elaborado a partir de los MAGNA 1:50.000 de Colmenar Viejo, nº 534 (Díaz de Neira et al., 1993), de Algete, nº 535 (Aznar Aguilera y Pérez González, 1990), de Madrid nº 559 (Goy Goy et al., 1989), de Alcalá de Henares nº 560 (Portero García y Pérez González, 1990) y como plantilla el mapa obtenido de la página web: www.madrid.org/cartografia/visorGeologico]. **B:** yacimientos paleontológicos de (a) Marqués de Monistrol, (b) El Cañaveral, (c) Carpetana, (d) Alhambra-Túneles, (e) Puente de Vallecas (tomada de Morales, 2000), (f) Henares 1 y (g) Paracuellos 5. Fotografías cedidas por la Dra. María Dolores Pesquero y el Dr. Jorge Morales.

En los yacimientos de Loranca se encuentran dos tipos de facies, por un lado arenas finas depositadas en canales fluviales y sometidas a procesos diagenéticos y tectónicos, y por el otro margas gris-azuladas con abundantes concrecciones calcáreas, asociadas a zonas encharcadas poco profundas (Alcalá et al., 1990; Morales et al., 1999). El yacimiento de La Retama fue descubierto en agosto de 1988 durante la campaña realizada en los yacimientos cercanos de Loranca, realizándose una primera prospección ese mismo año y una excavación preliminar durante 1989. Los niveles fosilíferos corresponden a unas facies arcillosas margosas masivas con concrecciones de carbonato de origen diagenético, interpretándose como un “fan delta” formado en un lago somero (Morales et al., 1993).

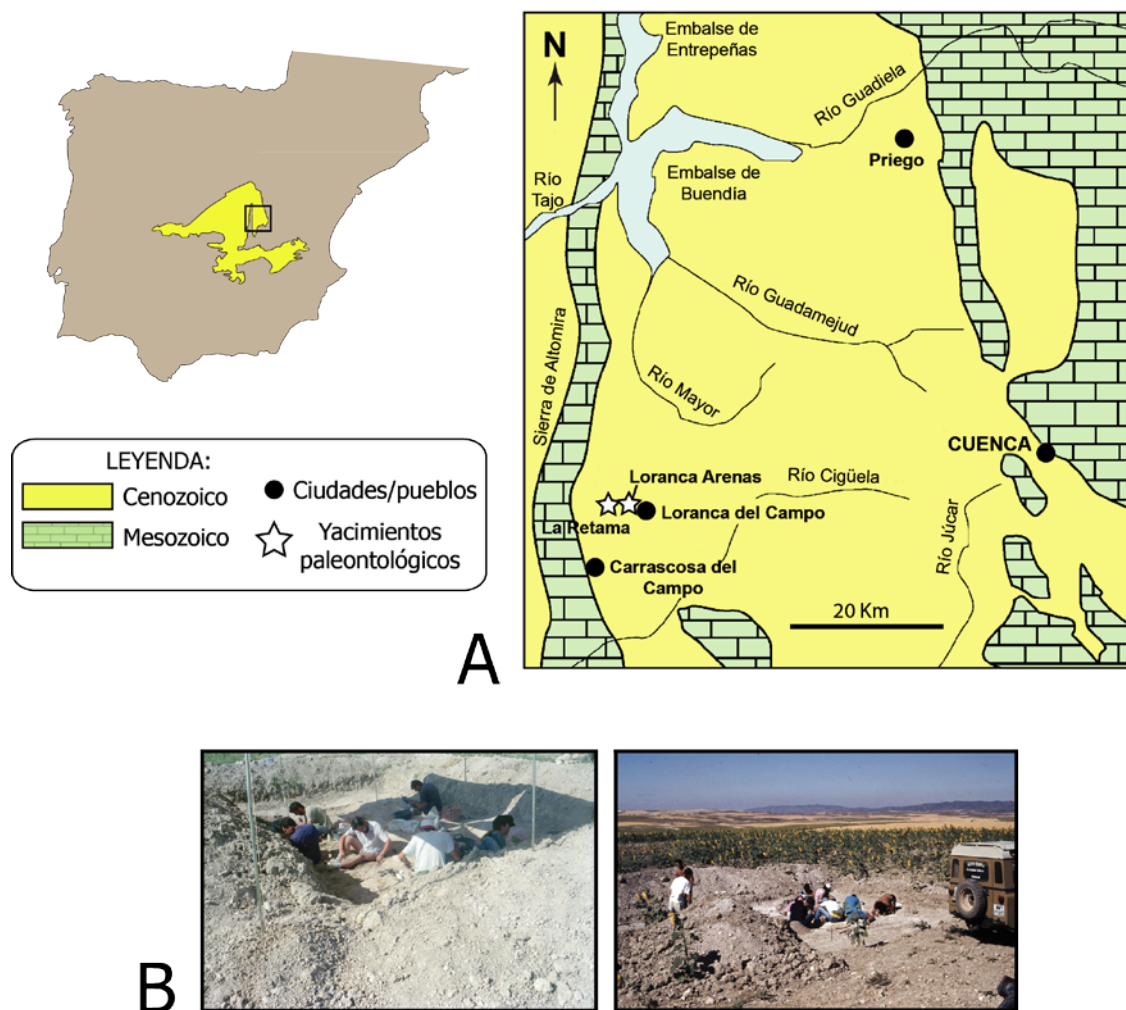


Fig. 12. **A:** mapa geológico de la Cuenca de Loranca con la localización de los yacimientos de Loranca Arenas y La Retama (modificado de Sánchez et al., 2015). **B:** yacimientos paleontológicos de La Retama (izda.) y Loranca Arenas (dcha.). Fotografías cedidas por el Dr. Jorge Morales.

Subfamilia Phoberocyoninae Ginsburg y Morales, 1995

Género *Phoberocyon* Ginsburg, 1955

Phoberocyon hispanicus Ginsburg y Morales, 1998

Yacimiento: Loranca Arenas, Cuenca

Edad: MN2 (zona local Z; Ramblense inferior, Mioceno inferior)

Asignación previa: varios ejemplares, entre los que se incluyen: MNCN 73194 (LO 1586), MNCN 74523 (LO 1586), MNCN 74538 (LO 1306), MNCN 74515 (LO 1891), MNCN 74532 (LO 1489), MNCN 74507 (LO 3265) y MNCN 74536 (LO 961). Fueron atribuidos a *Phoberocyon hispanicus* por Ginsburg y Morales (1998, Pág. 83), con MNCN 73194 (LO 1586) elegido como el holotipo.

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: MNCN 73194 (LO 1586): fragmento de maxilar izquierdo. Individuo adulto. Consta de P4-M2. MNCN 74505 (LO 3429): fragmento de maxilar izquierdo. Individuo adulto. Consta de P4 y M2. MNCN 74506 (LO 3430): fragmento de maxilar izquierdo. Individuo adulto. Consta de P4-M2. MNCN 74507 (LO 3265): fragmento de hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de m2. **Dentición superior aislada:** **P4:** MNCN 74523 (LO 1586) (dcho.), MNCN 74529 (LO 3432) (izdo.); **M1:** MNCN 74521 (LO 526) (izdo.), MNCN 74522 (LO 3022) (izdo.), MNCN 74527 (LO 1061) (dcho.), MNCN 74528 (LO 3431) (izdo.); **M2:** MNCN 74520 (LO 1956) (izdo.). **Dentición inferior aislada:** **p4:** MNCN 74538 (LO 1306) (izdo.); **m1:** MNCN 74509 (LO 3435) (izdo.), MNCN 74510 (LO 3434) (dcho.), MNCN 74514 (LO 1479) (izdo.), MNCN 74515 (LO 1891) (dcho.), MNCN 74516 (LO 1466) (fragmento mediodistal dcho.), MNCN 74525 [LO 5603(2)] (izdo.); **m2:** MNCN 74530 (izdo.), MNCN 74532 (LO 1489) (dcho.), MNCN 74536 (LO 961) (izdo.). Medidas realizadas en la Tabla 1.

Descripción

Fragmento de maxilar (MNCN 73194) (Fig. 13.1): el fragmento óseo en el que están insertado los tres dientes, está muy deteriorado y no hay ningún elemento reconocible.

El P4 es un diente elíptico y alargado, según el eje mesodistal. El lado labial, y sobre todo la región mesial del paracono, está muy abombada, mientras que el lado lingual es más aplanado y en su región distal destaca un cóngulo más desarrollado que el que se observa en la zona distolabial. Este último asciende hacia el extremo más distal del diente. El paracono es más grande y más alto que el metastilo, y su extremo mesial está muy deteriorado. Del ápice del paracono descienden tres crestas, una mesial que se bifurca cerca de la base de la corona, otra mesolingual menos desarrollada y una tercera distal. Entre esta y la cresta mesial del metastilo hay una fractura que divide al diente transversalmente y ambas mitades están un poco desplazadas. La cresta distal del metastilo se une con el cóngulo labial, formando una

elevación distal importante. Aunque el protocono no se conserva, seguramente se situaría en una posición media, con respecto al paracono, como indica la pequeña porción del cóngulo mesolingual que se dirige lingualmente. A lo largo de la ladera distolingual del paracono y la lingual del metastilo se observan unas facetas de desgaste grandes.

El M1 es subcuadrado y su mayor longitud se encuentra en el lado labial. En éste destaca un cóngulo muy desarrollado, que rodea a un paracono un poco más grande y más alto que el metacono. El cóngulo está muy deteriorado alrededor del metacono. Ambas cúspides son cónicas, se sitúan al mismo nivel y están separadas por una marcada hendidura central. Del ápice de ambas cúspides descienden una crista mesial y otra distal, con dos de ellas enfrentadas en la hendidura central y las otras dos se unen con el cóngulo. En la unión del cóngulo con la crista mesial del paracono y la distal del metacono, se forman un parastilo y un metastilo pequeños, respectivamente. En el lado lingual del paracono hay una pequeña crista que se une a la rama mesial de la crista media. En la crista media hay un protocono bastante alto y grácil, y un metacónulo moderadamente alto y grácil. El metacónulo está acompañado de una cúspide distal más pequeña, pero igualmente muy desarrollada. La preprotocrista forma un arco grande en su ascenso hacia el extremo mesolabial y la postmetaconulocrista asciende bastante oblicua, y en sentido distolabial, hacia el extremo distal del diente. El lado mesial está bastante inclinado en sentido distal. El lado distal está bastante inclinado en sentido mesial. El extremo mesolingual está poco desarrollado y en él se observa un cóngulo importante, cuyo espesor aumenta hacia la región distal. En esta zona destaca una hipococono.

El M2 es subrectangular, un poco más pequeño que el M1 y su contorno es arriñonado. En el extremo labial hay un cóngulo bastante desarrollado que rodea a un paracono mucho más grande y más alto que el metacono. Ambas cúspides son cónicas y el metacono está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono. Esto genera una fuerte inclinación del lado labial, en sentido distal. El metacono está mejor conservado que el paracono, aunque presenta una faceta de desgaste pequeña e inclinada mesolingualmente. De sus ápices descienden una crista mesial y otra distal. En el contacto del cóngulo con la crista mesial del paracono se forma un pequeño parastilo. El diente está atravesado por una fractura longitudinal que afecta a los lados linguales del paracono y del metacono. En la crista media hay un protocono muy bajo y grácil, y un metacónulo grácil. La preprotocrista describe un arco grande, en su ascenso hacia la región mesolabial y la postmetaconulocrista se une prácticamente perpendicular al extremo distal del diente. El borde lingual es paralelo al eje mesodistal del diente y en él destaca un cóngulo muy desarrollado, cuyo grosor es significativo en gran parte de este borde. En la zona media de este cóngulo destacan, al menos, cuatro cúspides.

Fragmento de maxilar (MNCN 74505) (Fig. 13.2): en los fragmentos de maxilar en los que insertan el P4 y el M2, no hay estructuras reconocibles.

El P4 es un diente alargado mesodistalmente y subtriangular. El lado labial y especialmente la zona mesolabial del paracono está muy abombada, mientras que el lado lingual está más aplanado. En este último, el cóngulo está más desarrollado. El cóngulo de ambos lados asciende hacia el extremo más distal del diente. El paracono es la cúspide más

grande y más alta, seguida del metastilo y del protocono. Del paracono descienden una crista mesial y otra distal, que se enfrenta con la crista mesial del metastilo. En el extremo mesial hay un parastilo poco desarrollado y cristiforme, próximo a una crista mesolabial pequeña. La crista distal del metastilo se prolonga hasta el extremo distal del diente, donde hay una pequeña elevación. El protocono ocupa una posición media, con respecto al paracono. Esta cúspide es moderadamente alta, está moderadamente proyectada y su sentido de proyección es distal. Su extremo distal está deteriorado, por lo que se desconoce el grado de alargamiento mesodistal. Tiene dos cristas, donde la mesial está mejor conservada que la distal. Las tres cúspides están separadas por fracturas y ligeramente desplazadas. En el lado distolingual del paracono se observa una faceta de desgaste más pequeña, que la que tiene el metastilo a lo largo de su ladera lingual. En el lado lingual del paracono y cerca de su base, hay una segunda faceta bastante grande.

El M2 es subrectangular, y sus bordes mesial y distal son paralelos. En el lado mesolabial se conserva parte de un cíngulo importante, que rodea a un paracono mucho más grande y más alto que el metacono. El resto de la zona labial falta entre las dos cúspides y está muy deteriorada en el metacono. Ambas cúspides son cónicas, están relativamente bien conservadas, y de sus ápices descienden una crista mesial y otra distal. La crista mesial del paracono se une con el cíngulo y la crista distal del metacono desciende hacia el lado distal del diente. El metacono está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono. En la crista media destaca un protocono muy bajo y grácil. La preprotocrista describe un arco grande en su ascenso hacia la región mesolabial. La rama distal de la crista media está más deteriorada y afectada por una fractura. Esta rama se une al extremo distal del diente, ligeramente oblicua y en sentido distolabial. El extremo lingual es oblicuo al eje mesodistal del diente y en él destaca un cíngulo muy desarrollado, cuyo espesor aumenta hacia la región distal. En esta zona, el cíngulo está más deteriorado.

Fragmento de maxilar (MNCN 74506) (Fig. 14.1): en vista medial y a la altura del P4, destacan un seno maxilar caudal y otro rostral, donde el primero es un poco más profundo. Ambas cavidades están separadas por un septo interseno maxilar, cuyo extremo dorsal contacta con un canal infraorbitario prolongado rostrocaudalmente y bastante deteriorado.

El P4 es un diente alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El lado labial y sobre todo la zona mesolabial del paracono está muy abombada, mientras que el lado lingual está más aplanado. En la región distolabial se observa un cíngulo bien definido, que asciende hacia el extremo distal del diente. En el extremo distolingual se conserva una pequeña porción de cíngulo bastante desarrollado. El paracono es más grande y más alto que el metastilo. La región distal del diente está fracturada y muy desplazada de la mesial. Del paracono descienden tres cristas, una mesial, otra distal y una tercera mesolingual más tenue. El extremo mesial del paracono está mal conservado. Del metastilo descienden una crista mesial y otra distal. Esta última se prolonga hasta el extremo distal del diente, formando una pequeña elevación en su unión con el cíngulo labial. El lado distolingual del paracono y lingual del

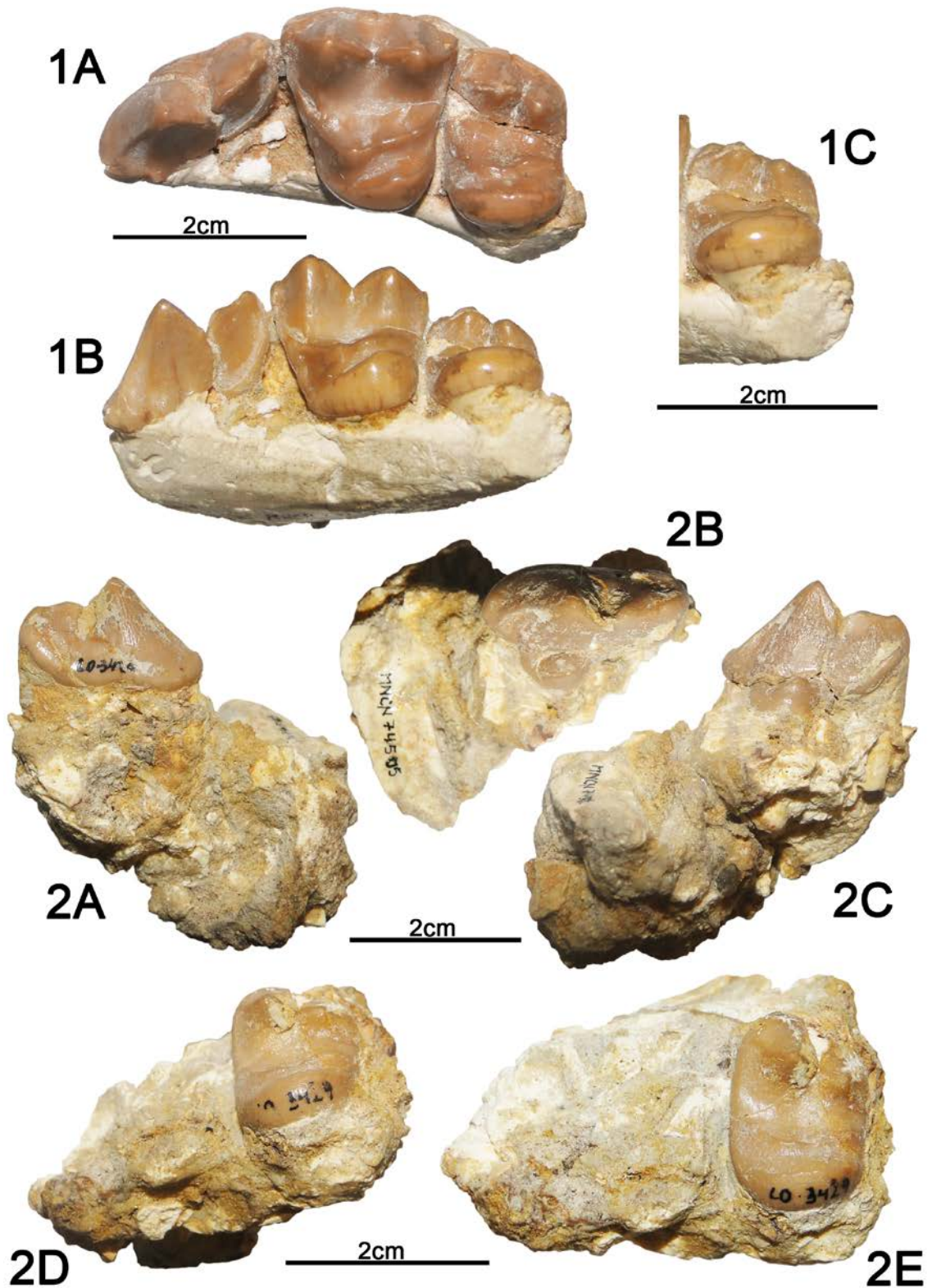


Fig. 13. Restos fósiles de *Phoberocyon hispanicus* de Loranca Arenas (Cuenca). 1, MNCN 73194, fragmento de maxilar izquierdo: **1A**, vista oclusal; **1B**, vista lingual; **1C**, vista lingual del M2. 2, MNCN 74505, fragmento de maxilar izquierdo: **2A**, vista labial P4; **2B**, vista oclusal P4; **2C**, vista lingual P4; **2D**, vista lingual M2; **2E**, vista oclusal M2.

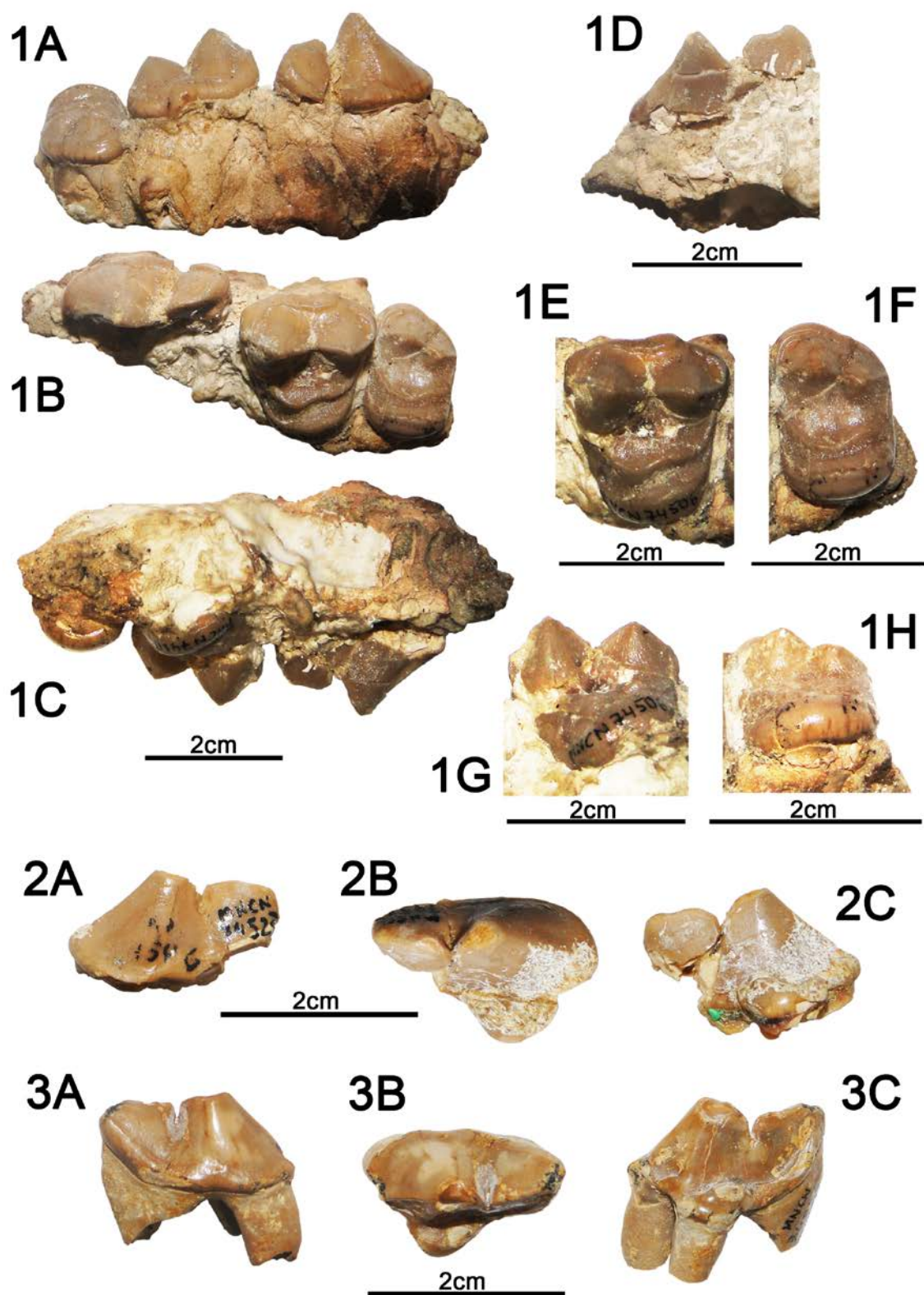


Fig. 14. Restos fósiles de Loranca Arenas (Cuenca). 1, MNCN 74506, fragmento de maxilar izquierdo de *Phoberocyon hispanicus*: **1A**, vista labial; **1B**, vista oclusal; **1C**, vista medial; **1D**, vista lingual del P4; **1E**, vista oclusal del M1; **1F**, vista oclusal del M2; **1G**, vista lingual del M1; **1H**, vista lingual del M2. 2, MNCN 74523, P4 derecho de *Phoberocyon hispanicus*: **2A**, vista labial; **2B**, vista oclusal; **2C**, vista lingual. 3, MNCN 74526, P4 izquierdo de Hemicyonidae indet.: **3A**, vista labial; **3B**, vista oclusal; **3C**, lingual.

metastilo muestran unas pequeñas facetas de desgaste, y toda la zona lingual está peor conservada que la labial. El alveolo de la raíz lingual, indica que el protocono ocupó una posición media, con respecto al paracono.

El M1 es subcuadrado y su mayor longitud se encuentra en la zona labial. En esta región destaca un cóngulo muy desarrollado, que rodea a un paracono más grande y más alto que el metacono. Ambas cúspides son cónicas y se encuentran al mismo nivel. De sus ápices descienden una crista mesial y otra distal. La crista distal del paracono se conserva mejor que la mesial y queda enfrentada con la crista mesial del metacono. Las otras dos cristas se unen al cóngulo. El extremo mesial del paracono está muy mal conservado. En la crista media destaca un protocono bastante alto y grácil, y un metacónulo moderadamente alto y grácil. La preprotocrista queda interrumpida en su ascenso hacia la zona mesolabial, por la mala conservación de esta última. La postmetaconulocrista asciende hacia el extremo distal, formando un arco pequeño. El extremo mesolingual está poco desarrollado y en él se observa un cóngulo bastante desarrollado, cuyo grosor aumenta considerablemente hacia la región distal. En este punto destaca un hipocono bajo. El lado distal está bastante inclinado en sentido mesial.

El M2 es subrectangular y ligeramente más pequeño que el M1. Sus lados mesial y distal son paralelos. En el lado labial hay un cóngulo importante, que rodea a un paracono mucho más grande y más alto que el metacono. Este último presenta una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido distolabial. Ambas cúspides son cónicas y el metacono está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono. Este desplazamiento genera una fuerte inclinación del lado labial, en sentido distal. De ambas cúspides descienden una crista mesial y otra distal, donde dos de ellas quedan enfrentadas, mientras que la mesial del paracono y la distal del metacono se unen con el cóngulo labial. En la crista media hay un protocono muy bajo y grácil. La preprotocrista forma un arco grande, en su ascenso hacia el extremo mesolabial. La rama distal es grácil y se une ligeramente oblicua, y en sentido distolabial, al extremo distal del diente. El extremo lingual es prácticamente paralelo al eje mesodistal del diente, y en él destaca un cóngulo bastante desarrollado y con un grosor significativo en gran parte de esta zona. En este cóngulo hay dos cúspides en posición media y otra distal. El diente está atravesado por una fractura, que se extiende desde el extremo lingual hasta la base del paracono, generando un ligero desplazamiento de la zona mesial en sentido lingual. Hay una segunda fractura que afecta a la región distolabial y el lado lingual del paracono.

Fragmento de hemimandíbula (MNCN 74507) (Fig. 16.1): en el lado labial de la rama horizontal se observa parte de la concavidad de la fosa premasetéica y en la zona más caudal, una pequeña porción de la fosa masetéica, donde insertaría el músculo *zygomaticomandibularis*. En la serie dental sólo hay un m2 que está acompañado de, al menos, un alveolo para el m3.

El m2 es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. La curvatura de los bordes mesial y distal queda interrumpida por la presencia de unas facetas ovaladas, para el talónido del m1 y el trigónido del m3, respectivamente. La faceta mesial es más grande que la distal. El

extremo distal está ligeramente inclinado en sentido distal, mientras que el mesial es más perpendicular al eje mayor del diente. El lado labial está mucho más tendido que el lingual. El protocónido está menos desgastado que el metacónido y su faceta está inclinada, en sentido mesolabial. La faceta del metacónido se inclina distalmente. La corona está fracturada transversalmente, afectando a estas dos cúspides. La crístida lingual del protocónido descende hasta una pequeña hendidura central, que la separa del metacónido. El diente queda dividido en dos cuencas, siendo la del trigónido un poco más profunda que la del talónido. En el extremo mesolingual de la crístida que cierra a la cuenca del trigónido, destaca un paracónido muy desarrollado. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido con una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolabial. La cuenca del talónido queda cerrada distalmente, por la unión de la crístida distal del hipocónido con la crístida lingual. La cuenca se inclina en sentido mesial. La muralla lingual es alta. En el lado lingual destacan dos cúspides altas, donde el entoconúlido es más grande y más alto que el entocónido. Parte del ápice y la ladera distal del entonúlido están afectados por un desgaste que se extiende por el cierre distal de la cuenca.

Dentición superior aislada:

P4 [MNCN 74523 (Fig. 14.2), MNCN 74529 (Fig. 15.1)]: es un diente alargado según el eje mesodistal y subtriangular. El lado mesolabial está muy abombado en MNCN 74529. En el otro diente esta zona se conserva mal, y en ambos el lado labial es más abombado que el lingual. MNCN 74529 presenta un cóngulo distolabial menos desarrollado que el lingual, y el primero asciende hacia el extremo distal del diente. El paracono es la cúspide más desarrollada, seguida del metastilo y el protocono. El paracono de MNCN 74523 presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolingual, que afecta también a su ladera distal. Por la ladera mesial de esta cúspide se observa una crista, que descende hacia un extremo mesial deteriorado. Gran parte de la zona distal de este diente falta. El metastilo presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido mesolabial, y su crista distal queda interrumpida por una faceta más pequeña e inclinada lingualmente. El lado distolingual del paracono y a lo largo del lado lingual de la zona distal se observan unas facetas de desgaste grandes y tenues. En el extremo mesial del paracono de MNCN 74529 hay un parastilo muy reducido y cristiforme. Del paracono descienden tres cristas, una mesial, otra distal y una tercera mesolingual mucho menos desarrollada. Su crista distal se enfrenta con la crista mesial del metastilo en una hendidura profunda. El ápice del metastilo está un poco deteriorado y su crista distal forma una pequeña elevación en su unión con el cóngulo labial. En este diente, las zonas distolingual del paracono y la lingual del metastilo también presentan facetas de desgaste grandes y tenues. El protocono de ambos ejemplares ocupa una posición media, con respecto al paracono, es moderadamente alto, alargado mesodistalmente y su sentido de proyección es distal. Esta cúspide puede estar poco (MNCN 74529) o moderadamente (MNCN 74523) proyectada. El protocono de MNCN 74529 se conserva mucho mejor que en MNCN 74523, y de su ápice descienden una crista mesial y otra distal. En MNCN 74523, el ápice del protocono es la zona menos deteriorada de esta cúspide. Bajo la corona de MNCN 74529 las raíces mesial, distal y la del protocono se conservan bien, mientras que en MNCN 74523 todas ellas están muy deterioradas.

M1 [MNCN 74521 (Fig. 15.2), MNCN 74522 (Fig. 15.3), MNCN 74527 (Fig. 15.4), MNCN 74528 (Fig. 15.5)]: este diente tiene un contorno subrectangular (MNCN 74522, MNCN 74528) o más subcuadrado (MNCN 74521, MNCN 74527), y su mayor longitud se encuentra en el lado labial. En el lado labial de MNCN 74527, MNCN 74528 y en parte de MNCN 74522 destaca un cíngulo bastante desarrollado, que rodea a un paracono un poco más grande y más alto que el metacono. Ambas cúspides son cónicas, están prácticamente al mismo nivel y están separadas por una hendidura central marcada. De sus ápices descienden una crista mesial y otra distal, donde dos ellas se enfrentan en la hendidura central, mientras que la mesial del paracono y la distal del metacono se unen con el cíngulo, formando un parastilo (MNCN 74521) y metastilo (MNCN 74522) pequeños. En MNCN 74522, la crista mesial del paracono, y el ápice y la crista mesial del metacono están deteriorados; en MNCN 74527 el metacono está mucho más deteriorado que el paracono, y la crista mesial del paracono y la distal del metacono se conservan mal; en MNCN 74528 el paracono y metacono están bastante desplazados de su posición original y las zonas más deterioradas son el ápice del paracono, su crista distal y la crista mesial del metacono. En MNCN 74521 y MNCN 74527 destaca una pequeña crista en la zona mesolingual del paracono, que se une con la rama mesial de la crista media. En esta hay un protocono bastante alto y grácil, y un metacónulo moderadamente alto y grácil.

Estas dos cúspides están peor conservadas en MNCN 74527, seguido de MNCN 74528. La preprotocrista de MNCN 74521 y MNCN 74527 forma un arco grande en su ascenso hacia la región mesolabial. El arco formado por la postmetaconulocrista de MNCN 74522 es más pequeño que el de la rama mesial y asciende hacia el extremo distolabial del diente, donde queda interrumpida por una faceta de desgaste. En MNCN 74521 faltan los lados labial y distal, en MNCN 74522 falta todo el lado mesial y parte del lado labial del paracono, y en MNCN 74528 los lados mesial y distal están muy deteriorados. En MNCN 74521 hay una pequeña crista que une la preprotocrista con la zona mesial de un cíngulo lingual importante, en MNCN 74522 y MNCN 74527 hay una crista que une el protocono con el cíngulo. En MNCN 74528 se observa una crista que parte de la preprotocrista y se curva distalmente, pero su recorrido se interrumpe por la falta de esmalte. El cíngulo lingual aumenta su espesor considerablemente hacia la región distal. En este punto destaca un hipocono alto y otra cúspide más pequeña, que se sitúa muy próxima (MNCN 74521, MNCN 74522, MNCN 74527) o alejada (MNCN 74528) del primero. El hipocono está peor conservado en MNCN 74527, y el esmalte entre esta cúspide y la crista media esta muy corroído. En MNCN 74521 también se observan varias crenulaciones pequeñas en la zona mesial. El extremo mesolingual está poco desarrollado. El lado mesial puede estar bastante inclinado en sentido distal (MNCN 74527), o bien, con la parte mesolabial muy inclinada en sentido distal y la mesolingual prácticamente perpendicular al lado labial del diente (MNCN 74521). El lado distal está bastante inclinado en sentido mesial. Bajo la corona de MNCN 74522 y MNCN 74527 la raíz lingual es la mejor conservada de las tres, y en MNCN 74528 las mejores conservadas son la distal y la lingual.

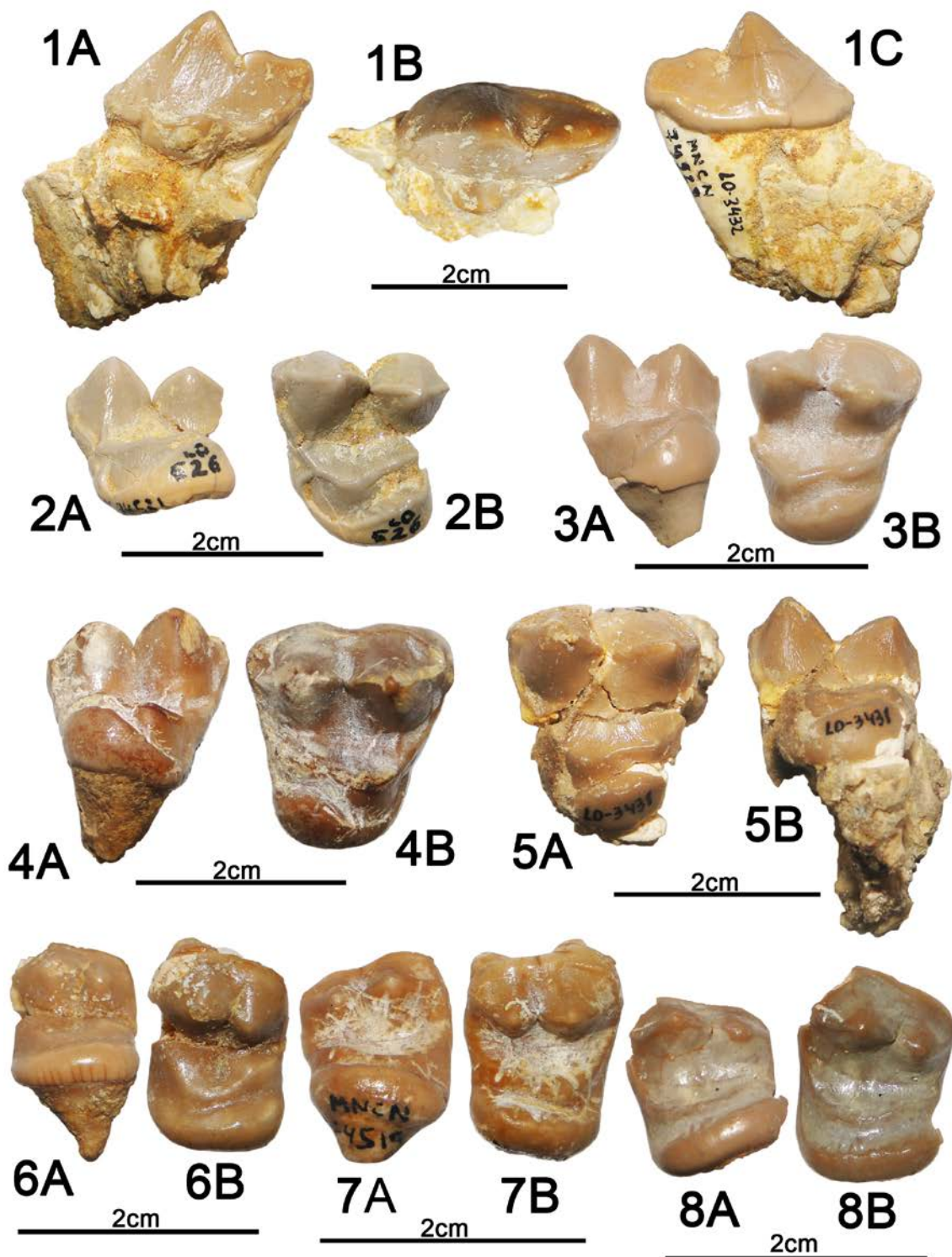


Fig. 15. Dentición superior aislada de Loranca Arenas (Cuenca). 1, MNCN 74529, P4 izquierdo de *Phoberocyon hispanicus*: 1A, vista lingual; 1B, vista oclusal; 1C, vista labial. 2, MNCN 74521, M1 izquierdo de *Phoberocyon hispanicus*: 2A, vista lingual; 2B, vista oclusal. 3, MNCN 74522, M1 izquierdo de *Phoberocyon hispanicus*: 3A, vista lingual; 3B, vista oclusal. 4, MNCN 74527, M1 derecho de *Phoberocyon hispanicus*: 4A, vista lingual; 4B, vista oclusal. 5, MNCN 74528, M1 izquierdo de *Phoberocyon hispanicus*: 5A, vista oclusal; 5B, vista lingual. 6, MNCN 74518, M2 izquierdo de Hemicyonidae indet.: 6A, vista lingual; 6B, vista oclusal. 7, MNCN 74519, M2 derecho de Hemicyonidae

indet.: **7A**, vista lingual; **7B**, vista oclusal. **8**, MNCN 74520, M2 izquierdo de *Phoberocyon hispanicus*: **8A**, vista lingual; **8B**, vista oclusal.

M2 (MNCN 74520) (Fig. 15.8): es subrectangular y con un contorno arriñonado. El lado labial se conserva mal, y falta gran parte del lado mesolabial del paracono y del lado distal. En el lado labial destaca un cóngulo importante que rodea al paracono y metacono. El paracono es mucho más grande y más alto que el metacono. Ambas cúspides son cónicas y están separadas por una marca hendidura central. El metacono está bastante desplazado hacia la región lingual, con respecto al paracono, lo que genera una fuerte pendiente del lado labial, en sentido distal. De sus ápices descienden una crista mesial y otra distal, con dos de ellas enfrentadas en la hendidura central y la distal del metacono se une al cóngulo. En la crista media hay un protocono grácil, pero deteriorado, y la rama distal es grácil. La rama mesial de la crista media describe un arco grande, en su ascenso hacia la región mesolabial. La rama distal es más corta y se une bastante oblicua, y en sentido distolabial, al extremo distal de la corona. El borde lingual es oblicuo al eje mesodistal del diente. En este borde se forma un cóngulo, con un engrosamiento importante y uniforme a lo largo de la región lingual. En este cóngulo hay varias crenulaciones pequeñas y su estado de conservación es peor hacia la región distal. Bajo la corona no se conserva ninguna raíz.

Dentición inferior aislada:

p4 (MNCN 74538) (Fig. 16.2): es alargado y oclusalmente de contorno elíptico, según el eje mesodistal. La cara labial es más abombada que la lingual. En la zona distal del lado lingual hay una protuberancia importante. Del ápice de la cúspide principal descienden una crístida mesial y otra distal. La crístida distal es interrumpida por una marcada hendidura, que la separa de una cúspide accesoria muy grande y bastante individualizada de la cúspide principal. No hay crístida distolingual. En el extremo mesial se observa una cúspide accesoria muy reducida. Bajo la corona se conservan algunas porciones de la raíz mesial y distal.

m1 [MNCN 74509 (Fig. 16.3), MNCN 74510 (Fig. 16.4), MNCN 74514 (Fig. 16.5), MNCN 74515 (Fig. 17.1), MNCN 74516 (Fig. 17.2), MNCN 74525 (Fig. 17.3)]: es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. El extremo mesial es estrecho y redondeado, mientras que el distal es mucho más amplio. El borde distal puede estar inclinado distalmente (MNCN 74509, MNCN 74510, MNCN 74525), o bien, prácticamente perpendicular al eje mayor del diente (MNCN 74514, MNCN 74515, MNCN 74516). Salvo en MNCN 74515 y MNCN 74525, el extremo distal presenta una faceta ovalada pequeña para el trigónido del m2, y que es muy reducida en MNCN 74510. En MNCN 74510 y MNCN 74514 se observa un cóngulo labial en las zonas mesial y distal y en la zona distolabial de MNCN 74516. En la región distal, el cóngulo está poco proyectado distalmente. En el lado labial de MNCN 74509 destacan varias facetas de desgaste: una grande a ambos lados de la hendidura de separación entre el paracónido y el protocónido; otra más pequeña en la zona apical del protocónido; una, aún más pequeña que la anterior, en el hipocónido e inclinada en sentido distolabial; y otra faceta pequeña en el lado labial del

metacónido, con el mismo sentido de inclinación. A MNCN 74510 le falta el metacónido y gran parte del lado lingual. En el lado labial del paracónido de MNCN 74514 hay una faceta de desgaste grande, que se extiende por la crístida mesial del protocónido. El lado lingual de su talónido es la zona peor conservada y toda la corona está atravesada por una fractura, que se extiende desde el extremo mesolabial hasta la parte distal del metacónido. A MNCN 74515 le faltan porciones de esmalte en los lados mesolabial, distolabial y mesolingual. El esmalte del lado lingual de MNCN 74516 está más deteriorado que el del labial. En el molar MNCN 74525 destaca la fracturación y desplazamiento del paracónido hacia el lado lingual.

El protocónido es la cúspide más grande y alta, seguida del paracónido y el metacónido. De estas tres cúspides descienden una crístida mesial que está muy desarrollada en el protocónido y en el metacónido, y otra distal, que en el paracónido es la más importante. El protocónido está separado del paracónido por una hendidura más grande, que la que le separa del metacónido. La ladera mesial del paracónido está inclinada distalmente y su ápice apunta en sentido opuesto. En vista oclusal, esta cúspide está ligeramente girada hacia el lado lingual, formando un recorrido sigmoidal con las otras dos cúspides del trigónido y las linguales del talónido. El metacónido está bastante desarrollado y se sitúa en posición distal, con respecto al protocónido. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=19,66$ mm y $L_{tal}=9,89$ mm, MNCN 74509; $L_{tri}=16,87$ mm y $L_{tal}=8,06$ mm, MNCN 74510; $L_{tri}=19,07$ mm y $L_{tal}=9,88$ mm, MNCN 74514; $L_{tri}=16,21$ mm y $L_{tal}=7,76$ mm, MNCN 74515; $L_{tal}=7,84$ mm, MNCN 74516). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido alto, grácil y situado en posición distal. La crístida mesial del hipocónido culmina en la ladera distal del protocónido y su crístida distal cierra a la cuenca somera, en su unión con la crístida lingual del talónido. La cuenca se inclina en sentido mesial. La muralla lingual es baja, pero en MNCN 74516 es un poco más alta. Sobre ésta se observan unas cúspides linguales altas, que varían en número de una (MNCN 74509, ¿MNCN 74510?) a dos (MNCN 74514, MNCN 74515, MNCN 74516, MNCN 74525). En los ejemplares con dos cúspides, el entocónido es más pequeño y más bajo que el entoconúlido. La constricción labial, entre el protocónido y el hipocónido, es importante. Bajo la corona de MNCN 74510 la raíz mesial se conserva mucho mejor que la distal, al contrario que en MNCN 74509, y en MNCN 74516 y MNCN 74525 se observa una pequeña porción de la raíz distal.

m2 [MNCN 74530 (Fig. 17.4), MNCN 74532 (Fig. 17.5), MNCN 74536 (Fig. 17.6)]: es un diente alargado y elíptico, según el eje mesodistal. Los bordes mesial y distal son redondeados. El extremo mesial es prácticamente perpendicular al eje mayor del diente, pero el distal está ligeramente inclinado en sentido distal. El lado labial está más tendido que el lingual. En la zona mesolabial, y entre el protocónido e hipocónido de MNCN 74530 se observa un cingulo bien definido. El protocónido es moderadamente alto. Esta cúspide es más grande y más alta que el metacónido. Este último está un poco desplazado distalmente, con respecto al protocónido. La crístida lingual del protocónido es mucho más larga que la labial del metacónido y ambas contactan en una pequeña hendidura central. Esta unión divide al diente en dos cuencas someras. En la zona mesolingual de la crístida que rodea a la cuenca del trigónido, destaca un paracónido muy desarrollado. En MNCN 74532, la zona de contacto entre el paracónido y el metacónido es mucho más baja que en los otros dos dientes.

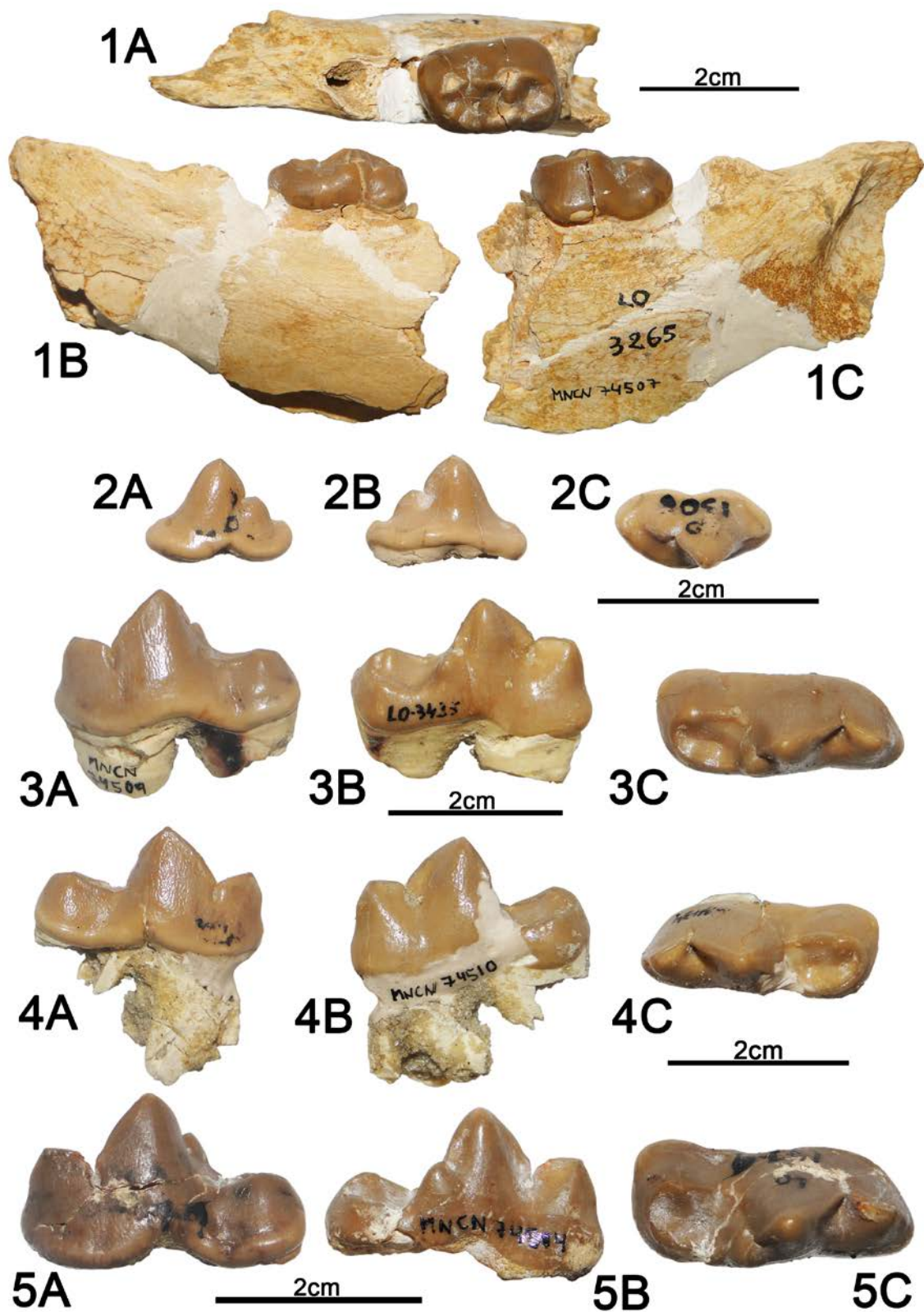


Fig. 16. Restos fósiles de *Phoberocyon hispanicus* de Loranca Arenas (Cuenca). 1, MNCN 74507, fragmento de hemimandíbula izquierda: 1A, vista oclusal; 1B, vista lingual; 1C, vista labial. 2, MNCN 74538, p4 izquierdo: 2A, vista labial; 2B, vista lingual; 2C, vista oclusal. 3, MNCN 74509, m1 izquierdo: 3A, vista labial; 3B, vista lingual; 3C, vista oclusal. 4, MNCN 74510, m1 derecho: 4A, vista labial; 4B, vista lingual; 4C, vista oclusal. 5, MNCN 74514, m1 izquierdo: 5A, vista labial; 5B, vista lingual; 5C, oclusal.

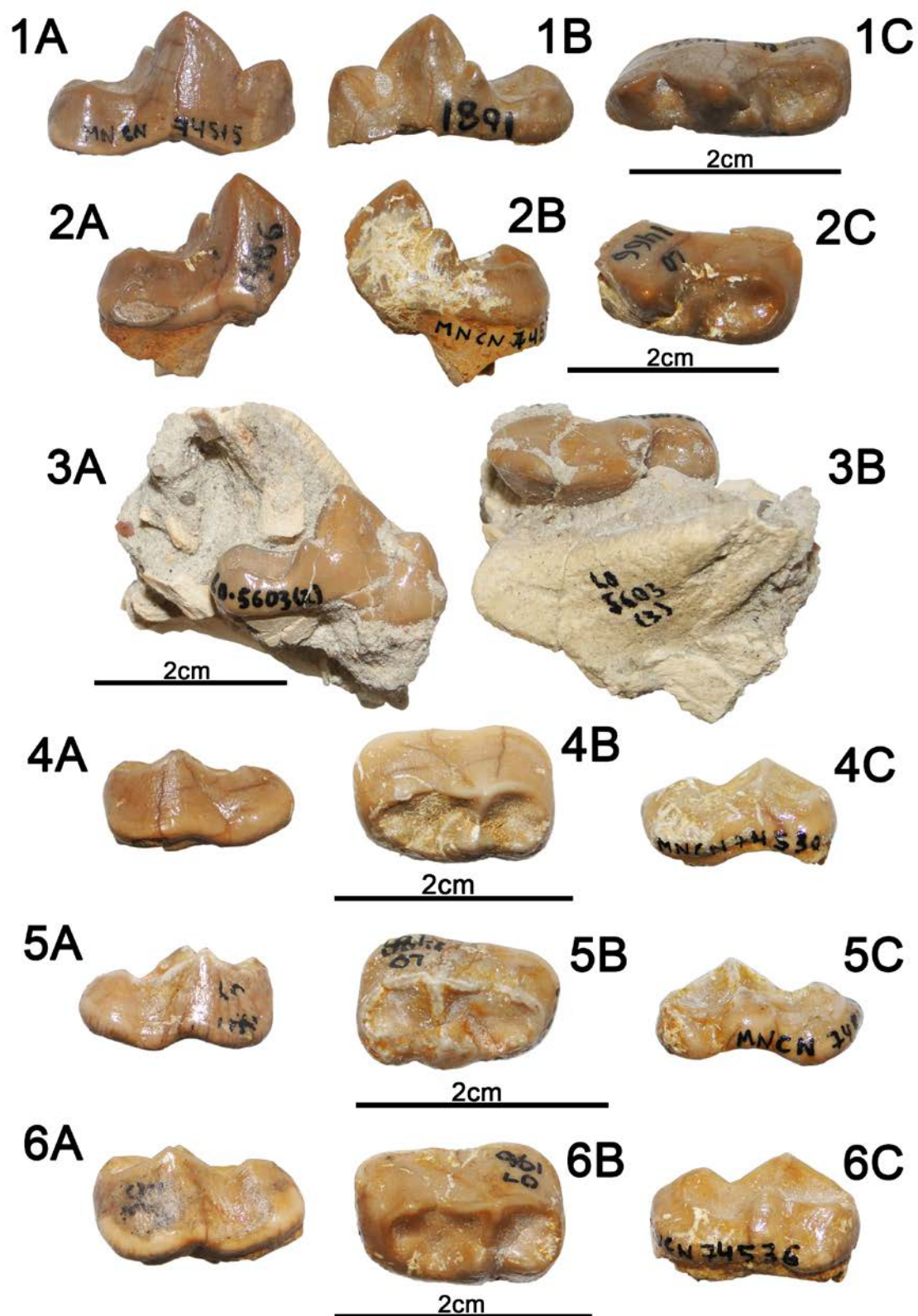


Fig. 17. Dentición inferior aislada de *Phoberocyon hispanicus* de Loranca Arenas (Cuenca). 1, MNCN 74515, m1 derecho: 1A, vista labial; 1B, vista lingual; 1C, vista oclusal. 2, MNCN 74516, fragmento de m1 derecho: 2A, vista labial; 2B, vista lingual; 2C, vista oclusal. 3, MNCN 74525, m1 izquierdo: 3A, vista lingual; 3B, vista oclusal. 4, MNCN 74530, m2 izquierdo: 4A, vista labial; 4B, vista oclusal; 4C, vista lingual. 5, MNCN 74532, m2 derecho: 5A, vista labial; 5B, vista oclusal; 5C, vista lingual. 6, MNCN 74536, m2 izquierdo: 6A, vista labial; 6B, vista oclusal; 6C, vista lingual.

Entre estas dos cúspides hay una hendidura pequeña. En la parte mesial de MNCN 74536 se observa una cúspide reducida, al menos una en MNCN 74530 y dos en MNCN 74532. En MNCN 74530 la crístida distal del metacónido está más deteriorada que la del protocónido. En el lado labial del talónido se observa un hipocónido alto, robusto y situado en posición mesial. En MNCN 74530 esta cúspide está un poco deteriorada y en MNCN 74536 es más alta que en MNCN 74532. La crístida distal del hipocónido se une con la lingual del talónido, cerrando distalmente a la cuenca. Esta se inclina en sentido mesial. La muralla lingual en MNCN 74530 y MNCN 74536 es alta. En el lado lingual destacan unas cúspides altas, que varían en número de una (MNCN 74532) a dos (MNCN 74530, MNCN 74536). Cuando hay dos cúspides, el entoconúlido es más grande y más alto que el entocónido.

Especímenes	P4	M1	M2	LP4+M1	LP4-M2	LM1+M2
MNCN 73194 (i)	22,13* x	17,77 x 20,15	12,95 x 18,75	38,08	47,53	30,14
MNCN 74505 (i)	23,15* x 14,24*		13,82 x 19,47			
MNCN 74506 (i)		20,64 x 22,98	14,03 x 20,58			
MNCN 74523 (d)	22,98 x 14,91					
MNCN 74529 (i)	22,95 x 13,95					
MNCN 74521 (i)		17,43* x 19,81*				
MNCN 74522 (i)		15,03* x 18,15*				
MNCN 74527 (d)		19,56 x 21,31				
MNCN 74528 (i)		19,09* x 22,75*				
MNCN 74520 (i)			12,05 x 16,47			

Especímenes	p4	m1	m2
MNCN 74538 (i)	14,15 x 6,97		
MNCN 74509 (i)		28,54 x 12,14	
MNCN 74510 (d)		26,30 x 10,39	
MNCN 74514 (i)		27 x 12,13	
MNCN 74515 (d)		23,65 x 9,33	
MNCN 74507 (i)			17,56 x 12,04
MNCN 74530 (i)			16,41 x 10,99
MNCN 74532 (d)			16,21 x 10,72
MNCN 74536 (i)			16,95 x 10,92

Tabla 1. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior e inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Loranca Arenas. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

Discusión

El material estudiado de Loranca se ha considerado de hemiciónidos por: la posición media que ocupa el protocono del P4, con respecto al paracono; la superficie oclusal alargada y bastante estrecha de los molares superiores; la presencia de una porción de la fosa premasetéica en MNCN 74507; y al escaso desarrollo del metacónido de m1.

La dentición superior e inferior de Loranca recuerda a la de *Hemicyon* por tener: un P4 con el lado mesolabial del paracono muy abombado, sin parastilo o muy reducido, y un protocono moderadamente alto; un M1 con el protocono grácil; un M2 con el protocono bajo

y grácil, y con un metacónulo o rama distal grácil; y un m1 con el metacónido bastante desarrollado y en posición distal, con respecto al protocónido, y un hipocónido grácil. A pesar de estas semejanzas, hay bastantes diferencias con este género: el protocono del P4 es más alargado; el protocono del M1 es más alto y el metacónulo más bajo y grácil; en m1, el hipocónido es más alto y se sitúa en una posición más distal, la constricción labial entre el protocónido y el hipocónido es mayor, la cuenca del talónido se inclina en sentido mesial, la muralla lingual del talónido es más baja, y sobre esta última las cúspides son más altas, siendo el entocónido más bajo y más pequeño que el entoconúlido. Dentro de *Hemicyon*, hay varios caracteres que comparte con *H. sansaniensis* como son: la proyección en sentido distal del protocono del P4; la inclinación fuerte y en sentido mesial del lado distal del M1; y la posibilidad de tener en M1 un lado mesial con dos inclinaciones (MNCN 74521), además de una sola inclinación en sentido distal. El M1 tiene el extremo mesolingual poco desarrollado, lo que le diferencia de esta especie, pero no de *H. gargan*, *H. stehlini* ni del género *Plithocyon*.

En *Plithocyon*, el lado mesolabial del paracono de P4 también puede estar muy abombado (*Pl. bruneti*, *Pl. barstowensis*) o mucho más aplanado (holotipo de *Pl. armagnacensis*). En este género, el P4 puede tener un parastilo mucho más desarrollado que en Loranca, como en *Pl. armagnacensis*, o con un desarrollo más parecido (*Pl. bruneti*, *Pl. barstowensis*). La altura del protocono en *Pl. armagnacensis* y *Pl. barstowensis* es similar a los dientes estudiados, pero en estos la longitud de esta cúspide es, por lo general, mayor y en *Pl. bruneti* se proyecta en sentido mesial. El patrón de la altura de las cúspides de la crista media de M1, basado en un protocono bastante alto y un metacónulo moderadamente alto recuerda a *Plithocyon*, sin embargo, el patrón de robustez es diferente. En este puede verse un protocono y metacónulo gráciles, mientras que en *Plithocyon* ambas cúspides son más robustas. Además, el lado distal de este molar en *Plithocyon* presenta dos inclinaciones en sentido mesial, en lugar de una como en Loranca. El M2 de *Plithocyon* tiene un protocono más alto, pero también puede ser grácil como en *Pl. barstowensis* o mucho más robusto como en *Pl. armagnacensis*. Este diente en *Plithocyon* puede tener un metacónulo robusto (*Pl. barstowensis*, *Pl. armagnacensis*), o bien, una rama distal de la crista media grácil como en *Pl. armagnacensis* y en el material estudiado.

El m1 de *Plithocyon* comparte con los de Loranca, el tener las cúspides linguales del talónido y el hipocónido altos. El hipocónido puede ser grácil como en *Pl. barstowensis* y Loranca, o robusto [*Pl. armagnacensis*, *Pl. bruneti*, holotipo de *Pl. antunesi* de Olival da Suzana (MN5, Vb)], pero esta cúspide ocupa una posición más mesial. La constricción labial entre el protocónido y el hipocónido puede variar de muy débil (*Pl. armagnacensis*, *Pl. antunesi*, *Pl. barstowensis*) a más importante como en Loranca (*Pl. bruneti*). La muralla lingual del talónido de m1 en *Plithocyon* es alta como en *Hemicyon*, pero el tamaño y altura relativos de las cúspides linguales puede ser como en este último género, aunque en *Pl. bruneti* el entocónido también puede ser más pequeño que el entoconúlido (ej; holotipo Fs 3833, Fs 2373). La cuenca del talónido de este molar en *Plithocyon* puede inclinarse en sentido distal como en *Hemicyon*, pero en *Pl. bruneti* también puede inclinarse en sentido mesial como en Loranca.

En Cetina de Aragón (MN2), Ginsburg y Morales (1995) estudiaron un nuevo hemiciónido de menor tamaño que el de Loranca, *Zaragocyon daamsi*. El P4 de este taxón también tiene el lado mesolabial del paracono muy abombado, pero su protocono es más

corto, más bajo, mucho más proyectado lingualmente y su sentido de proyección es mesial. El M1 comparte el escaso desarrollo del extremo mesolingual y la gracilidad de las dos cúspides de la crista media, pero estas últimas son mucho más bajas en *Zaragocyon*. En la dentición inferior, el m1 de este taxón también tiene el hipocónido grácil, pero esta cúspide es más baja y se sitúa en posición mesial. Además, la muralla lingual del talónido es más alta, sobre ella hay una cúspide mucho más baja, y la cuenca se inclina en sentido distal. El m2 también presenta un hipocónido alto y robusto, una muralla lingual alta y una cuenca del talónido inclinada en sentido mesial, pero entre sus diferencias se encuentran: un protocónido y una cúspide lingual del talónido más bajos, y un hipocónido situado en posición distal.

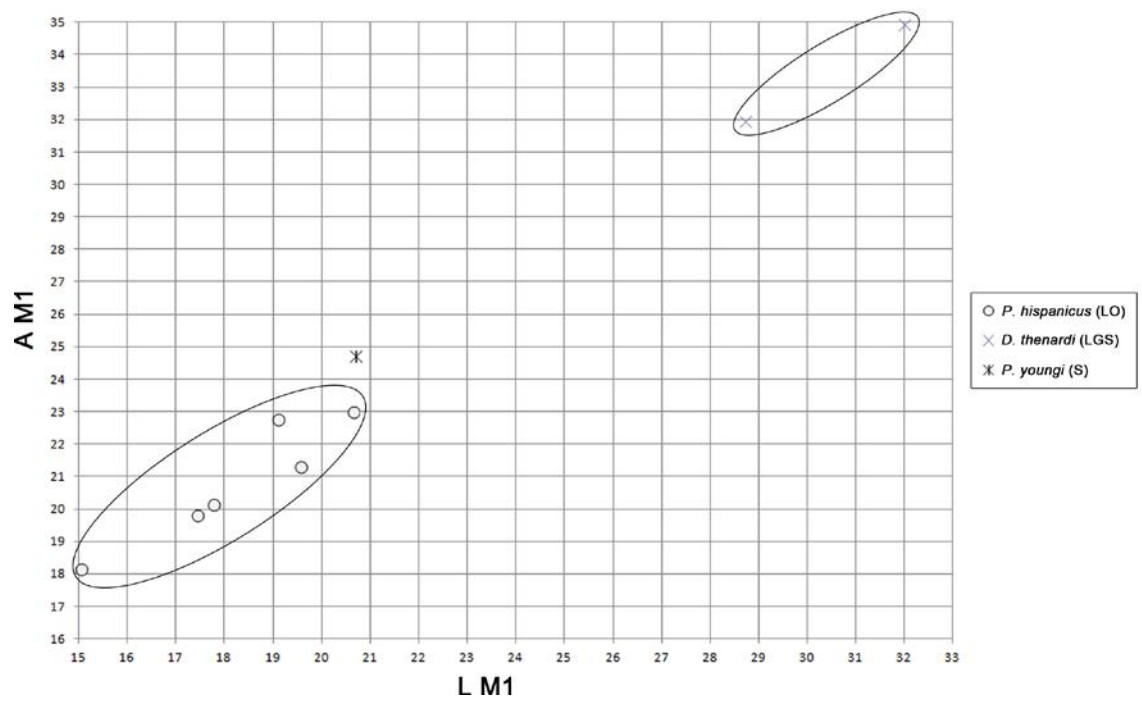
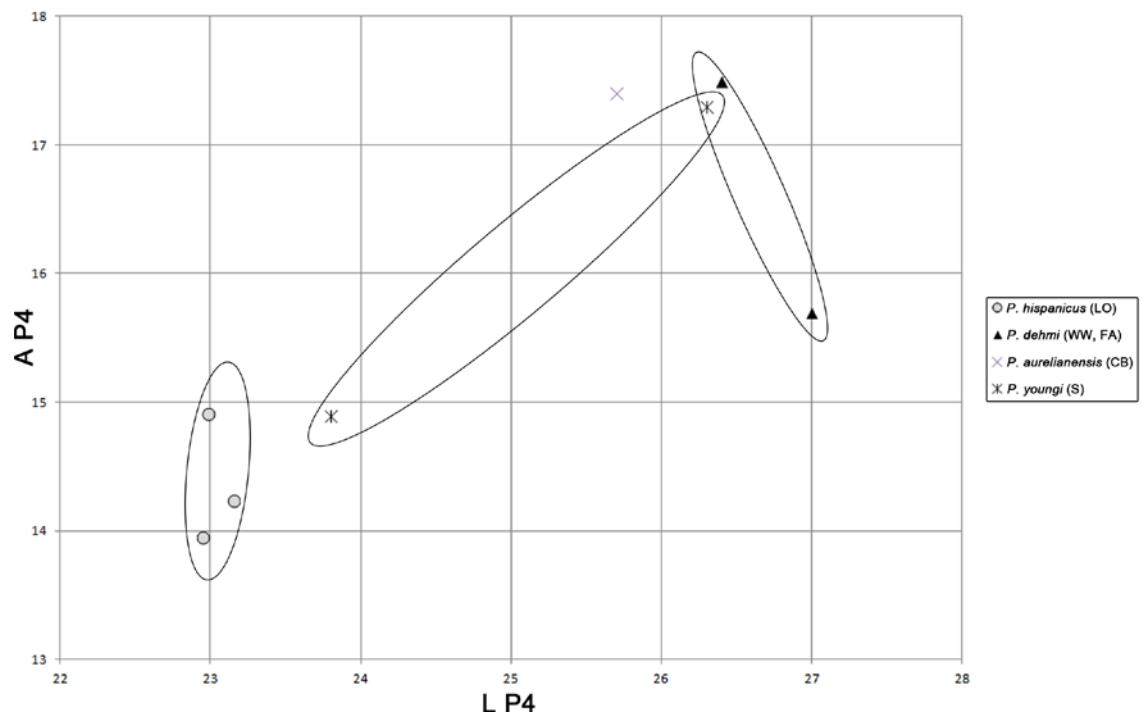
Lo más destacado de los m2 de Loranca es el fuerte desarrollo de sus paracónidos, en comparación con *Hemicyon* y *Plithocyon*. Aunque comparte algunos caracteres con *Plithocyon*: el hipocónido es alto y robusto (*Pl. armagnacensis*, *Pl. barstowensis*, *Pl. antunesi*), y ocupa una posición mesial (*Pl. armagnacensis*); y tanto la muralla lingual del talónido como las cúspides linguales son altas. En Loranca, la inclinación de la cuenca del talónido del m2 en sentido mesial recuerda a *Pl. bruneti* y *Pl. barstowensis*, y su protocónido moderadamente alto a *Pl. armagnacensis* y *Pl. barstowensis*. Por otro lado, en el holotipo de *Dinocyon thenardi* de La Grive-Saint-Alban (MN7/8) (MHNL LGR 1385), también se observa un paracónido importante en el m2, pero está menos desarrollado. Además, este ejemplar se diferencia del material de Loranca por tener: una dentición inferior mucho más robusta; en m1, la muralla lingual del talónido es más alta, la cuenca del talónido se inclina en sentido distal, y la constricción labial entre el protocónido y el hipocónido es muy débil; y en m2, la cuenca del talónido se inclina en sentido distal. Los M1 de La Grive-Saint-Alban, atribuidos a *D. thenardi* (FSL 5016, MHNL LGR 1144), comparten con Loranca un lado mesial con dos inclinaciones (FSL 5016), un lado distal bastante inclinado en sentido mesial, un extremo mesolingual muy poco desarrollado y un protocono grácil. Pero el metacónulo o la rama distal de la crista media varía de grácil (MHNL LGR 1144) a robusto (FSL 5016), las alturas del protocono y metacónulo son menores, y la robustez de estos dos dientes vuelve a ser mayor. El M2 procedente de esta misma localidad (MHNL LGR 1145), desgraciadamente está muy mal conservado y no aporta ninguna información. La talla de la dentición superior e inferior de este taxón, es mucho mayor que la de Loranca (Figs. 18 y 19).

Entre la dentición de Loranca se halló un p4, que al no estar incluído en una mandíbula y acompañado de más dientes resulta complejo saber si pertenece a un hemiciónido o a otro tipo de carnívoro, por ejemplo un cánido. Su contorno elíptico y la ausencia de una crístida distolingual recuerdan a *Zaragocyon* y *Hemicyon*. En *Zaragocyon* y en el holotipo de *H. stehlini* de Pontlevoy (MN5) también hay una cúspide distal accesoria, pero su desarrollo es mucho menor. Por otro lado, la morfología de este diente recuerda a la del holotipo de *Phoberocyon aurelianensis* de Sables de l'Orléanais (MN4), a la hemimandíbula (SV 750353) de *P. youngi* de Shanwang (MN3-5, Qiu y Qiu, 2013) (Qiu et al., 1986, Fig. 1.2. y Pl. II, Fig. 4), al holotipo de *P. akhmetievi* de Aktau Mountains (MN4-5) (KE-Akt95-II-2) (Kordikova et al., 2000, Fig. 5) y a los ejemplares de *P. johnhenryi* (AMNH FM 98607, AMNH F:AM 98608) de Thomas Farm (Hemingfordiense medio, MN3-4, Hilgen et al., 2012), pero su contorno es más elíptico y la talla es más pequeña que la de estos taxones (Fig. 19). Los caracteres observables en los molares del holotipo de *P. aurelianensis* y en *P. johnhenryi* son similares a los de Loranca. En *P. johnhenryi*, el metacónido del m1 ocupa una posición más mesial y la muralla lingual del

talónido de m2 es más baja. El paracónido del m2 en AMNH F:AM 98608 está mucho menos desarrollado y sin apenas proyección en el lado mesolingual, en comparación con los molares estudiados y en la hemimandíbula de Ramblar 3B (MN2) (MNCN 73195), considerada como *P. hispanicus* por Ginsburg y Morales (1998, Pág. 83). Los m1 de *P. youngi* y *P. akhmetievi* están muy mal conservados, y tanto en el m2 aislado de *P. youngi* (V 8116) (Qiu et al., 1986, Pl. II, Fig. 2) como en el de *P. akhmetievi* sólo es posible reconocer un paracónido importante. La talla de los m1 se encuentra dentro del rango de variación de *P. dehmi* y el resto de taxones supera a los estudiados (Fig. 19). En el m2 (Fig. 19), los diente más pequeños de Loranca coinciden con los más grandes de *P. dehmi*, pero son un poco más pequeños que los molares de *P. aurelianensis* y *P. akhmetievi*, y dentro del rango de variación de Loranca se encuentran los dientes de *P. johnhenryi* y *P. youngi*. En estas comparaciones se han incluido ejemplares de *P. dehmi* y *P. aurelianensis*, que deben ser revisados, especialmente los atribuidos al primer taxón ya que su holotipo es un P4 de Wintershof-West (MN3) (1937 II 13568) (Dehm, 1950, Fig. 61).

La dentición superior de *Phoberocyon* es muy escasa y el holotipo de la especie tipo del género, *P. aurelianensis*, carece de esta. El P4 tipo de *P. dehmi* presenta un parastilo mucho más desarrollado que el que pueda haber en los P4 estudiados, y a pesar de que su protocono también es alargado, el sentido de proyección de esta cúspide es mesial. Estos caracteres en el protocono son similares a los del maxilar figurado de *P. youngi* (SV 750352) (Qiu et al., 1986, Fig. 1.1. y Pl. II, Fig. 3), y por tanto, difiere de los ejemplares de Loranca. Debido a la imposibilidad de estudiar el material original de Shanwang y a la calidad de las fotos de SV 750352 y del maxilar (V 8116) (Qiu et al., 1986, Pl. I, Fig. 1), no se ha podido continuar con su estudio. La talla de los P4 y M1 de Loranca son más pequeños que los de *P. youngi* y *P. dehmi*, mientras que los M2 más grandes de esta localidad son cercanos en talla a los más pequeños considerados como *P. dehmi* y de *P. youngi* (Fig. 18).

La dentición superior e inferior de Loranca difiere muy poco de las especies de *Phoberocyon* consideradas actualmente. Sin embargo, las diferencias comentadas han servido para mantener, por el momento, la clasificación de *Phoberocyon hispanicus* en aquellos ejemplares previamente estudiados por Ginsburg y Morales (1998) y atribuir al nuevo material incluido en este trabajo bajo esta misma denominación.



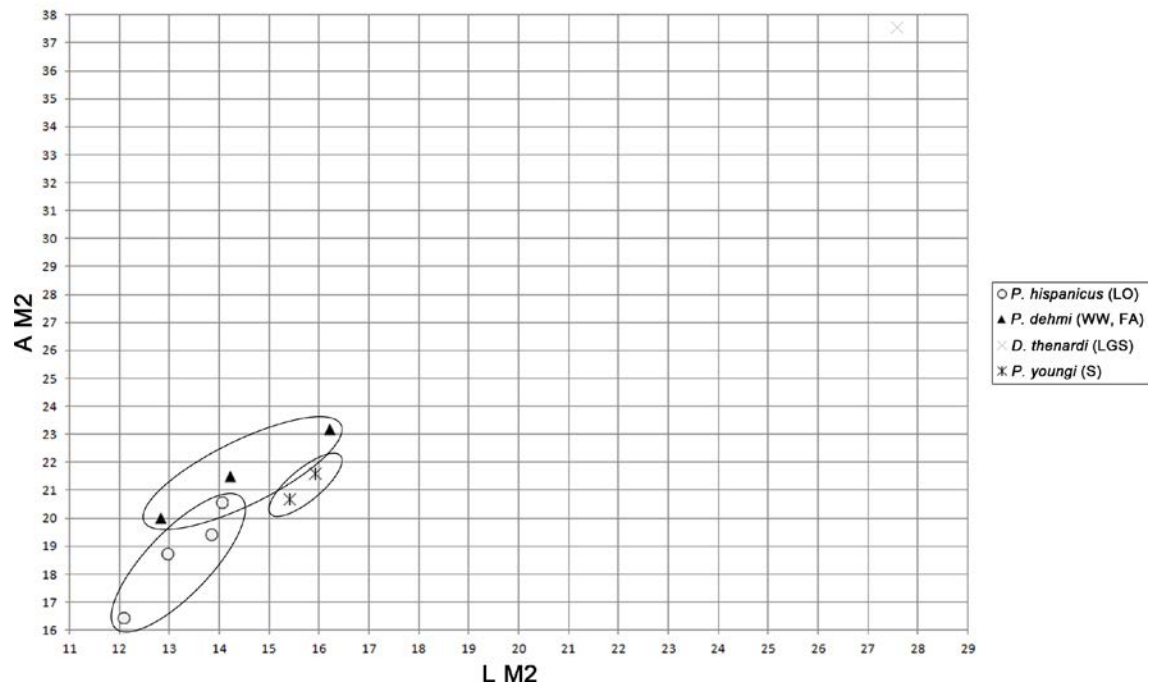
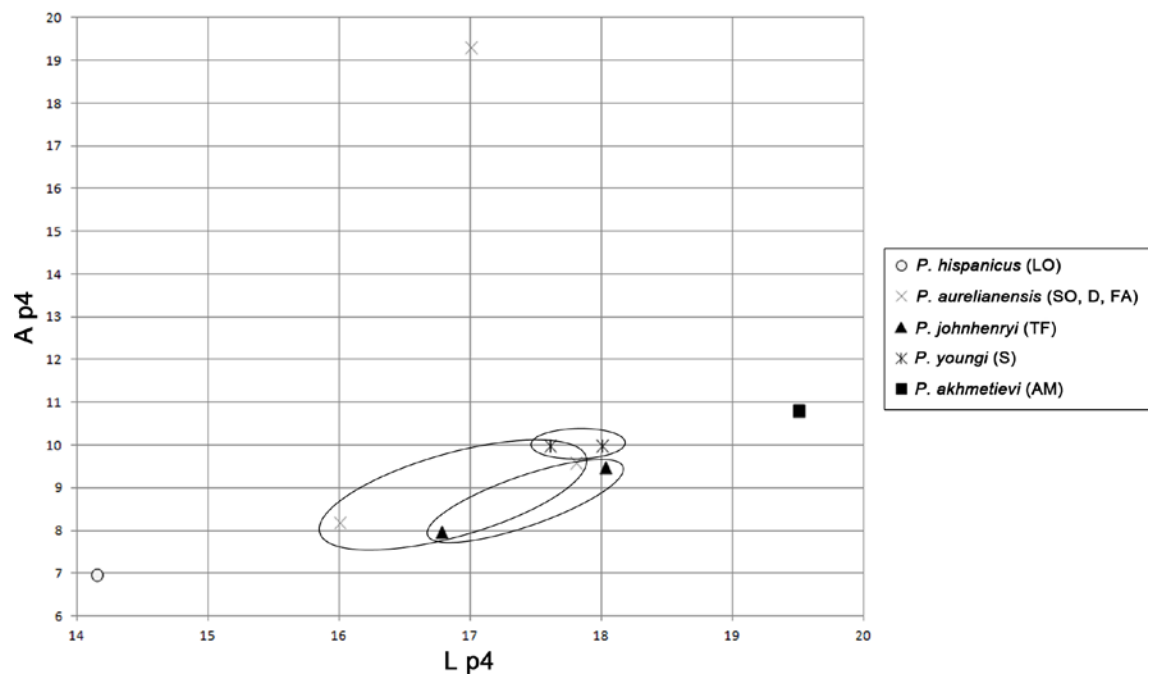


Fig. 18. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de Loranca Arenas. Abreviaturas: **CB**, Chilleurs-aux-Bois; **FA**, Faluns d'Anjou; **LGS**, La Grive-Saint-Alban; **LO**, Loranca Arenas; **S**, Shanwang; **WW**, Wintershof-West. Medidas empleadas en la Tabla S1 (ver material suplementario).



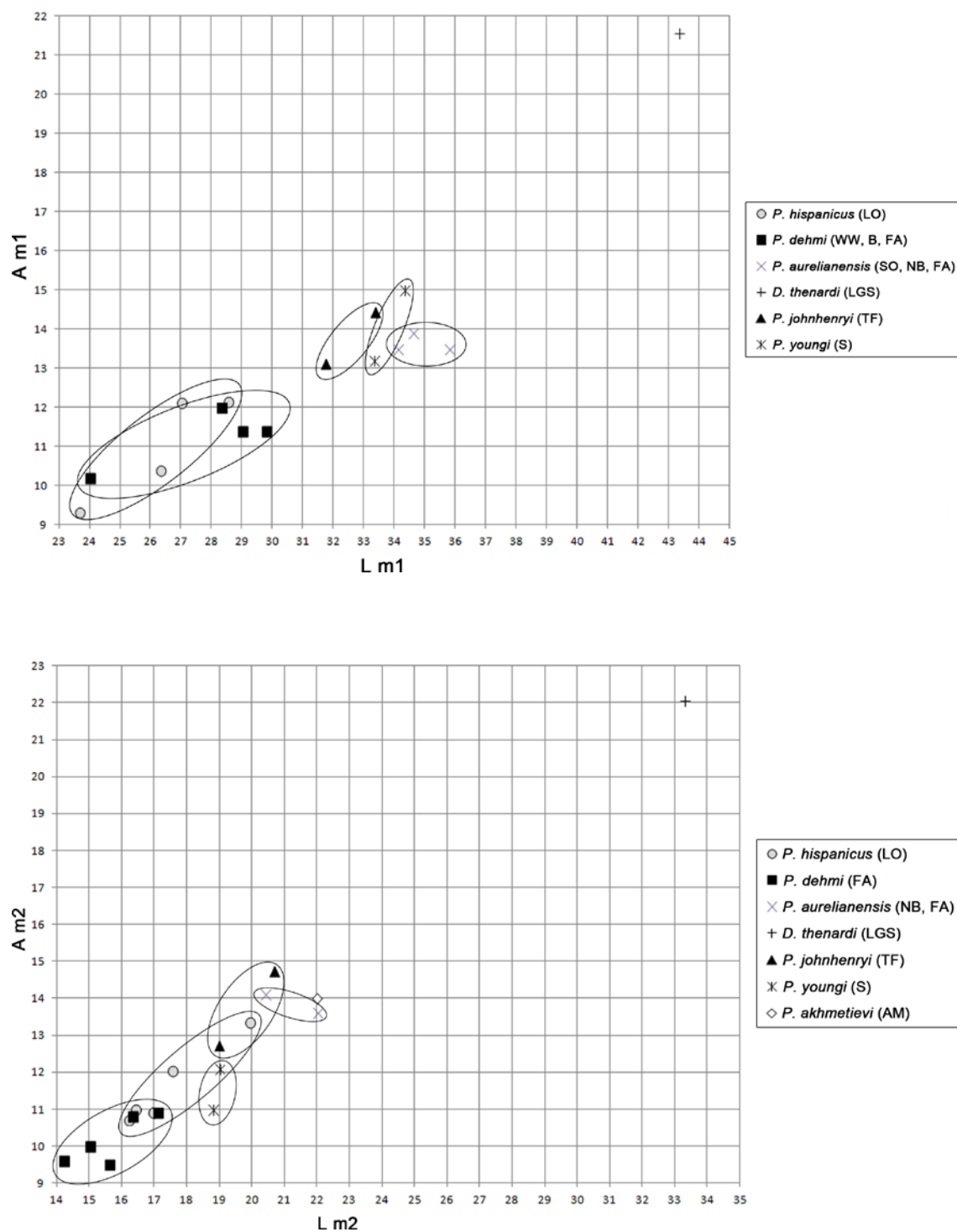


Fig. 19. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Loranca Arenas. Abreviaturas: **AM**, Aktau Mountains; **B**, Burgdorf; **D**, Daubèze; **FA**, Faluns d'Anjou; **LGS**, La Grive-Saint-Alban; **LO**, Loranca Arenas; **NB**, Neuville-aux-Bois; **S**, Shanwang; **SO**, Sables de l'Orléanais; **TF**, Thomas Farm; **WW**, Wintershof-West. Medidas empleadas en la Tabla S2 (ver material suplementario).

Subfamilia Hemicyoninae Frick, 1926

Género *Hemicyon* Lartet, 1851

Hemicyon sansaniensis Lartet, 1851

Yacimientos: La Retama, El Cañaveral y Henares 1

Yacimiento: La Retama, Cuenca

Edad: MN5 (zona local Db, Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: MNCN 73199 (RET 375): fragmento maxilar derecho. Individuo adulto. Consta de P4-M2. **Dentición superior aislada:** **M1:** MNCN 73202 (izdo.); **M2:** MNCN 73201 (RET 421) (izdo.). Medidas realizadas en la Tabla 2.

Descripción

Fragmento de maxilar (MNCN 73199) (Fig. 20.1): en la parte ventral del maxilar, destaca una superficie muy rugosa alrededor de las zonas de inserción de los dientes. En esta superficie se conserva un surco palatino, que se prolonga desde la parte mesolingual del M1 hasta el protocono de P4. Este surco queda dividido por una crista muy marcada. La zona caudal de este maxilar culmina en el M2, en forma de una muralla amplia y vertical.

El P4 es un diente alargado mesodistalmente y subtriangular. El lado labial es más abombado que la lingual y en el primero falta una pequeña porción del diente. El lado mesolabial está muy abombado y tanto en el extremo distolabial como en el lado lingual hay un cóngulo bien definido. El paracono tiene una faceta de desgaste grande, que afecta al ápice y a toda su ladera distal, y está inclinada en sentido distolingual. A lo largo de su ladera mesial presenta otra faceta de desgaste importante y el extremo mesial está un poco deteriorado. En la región distal también se observa una faceta de desgaste grande, que afecta también al extremo distal del cóngulo. El paracono y la región distal están separadas por una hendidura profunda. El protocono presenta una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido mesolingual, y sus laderas mesial y distal están muy deterioradas. La parte mesial del cóngulo que rodea al protocono está bien conservada y no hay ninguna cúspide accesoria. El protocono ocupa una posición media, con respecto al paracono, está moderadamente proyectado, acortado mesodistalmente y su sentido de proyección es mesial. Está separado del resto del diente por un surco longitudinal estrecho.

El M1 es subrectangular. En el lado labial se conserva parte de un cóngulo bastante desarrollado, que rodea al paracono y al metacono. Estas dos cúspides se sitúan al mismo nivel y están separadas por una marcada hendidura central. En ésta, se enfrentan lo poco que queda de la crista distal del paracono y la mesial del metacono. El paracono tiene una faceta

de desgaste bastante grande, que se extiende hasta el extremo mesolabial del diente y su sentido de inclinación predominante es mesolingual. El metacono también presenta una faceta de desgaste importante, pero más pequeña que la del paracono, que se extiende hasta el extremo distal del diente y su sentido de inclinación es distolabial. La rama mesial de la crista media está muy deteriorada, aunque se intuye el gran arco que describe en su ascenso hacia el lado mesial del diente. En la rama distal de esta crista destaca una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolingual. El extremo mesolingual del diente está moderadamente desarrollado y en él destaca un cóngulo importante con pequeñas crenulaciones. El grosor de este cóngulo aumenta progresivamente hacia la región distal. En esta última hay una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distal. El lado distal está bastante inclinado en sentido mesial y de manera continua.

El M2 tiene una forma arriñonada. Falta todo el lado labial del diente y lo que se conserva del paracono está muy deteriorado. El metacono es cónico y su lado mesolabial es el único bien conservado de esta cúspide. Su ápice tiene una faceta de desgaste inclinada en sentido distolingual, y de él descienden una crista mesial y otra distal, donde la primera está mejor conservada. La crista media está muy deteriorada y aún se intuye el arco grande que forma su rama mesial hacia la región mesolabial del diente. La rama distal de esta crista se interrumpe por una faceta de desgaste importante, situada en el lado distal de la corona. A lo largo del borde lingual destaca un cóngulo bastante desarrollado, cuyo espesor aumenta hacia la región distal.

Dentición superior aislada:

M1 (MNCN 73202) (Fig. 20.2): sólo se conserva la mitad lingual. En la crista media se observan un protocono y un metacónulo bien conservados, especialmente el protocono. El protocono es muy bajo y grácil, mientras que el metacónulo es mucho más alto y robusto. El protocono es más grande que el metacónulo. La crista distal del protocono y la mesial del metacónulo contactan en una hendidura pequeña. La preprotocrista y la postmetaconulocrista se unen respectivamente a los lados mesial y distal del diente, y la segunda es mucho más corta. El extremo mesolingual del diente está moderadamente desarrollado y en él destaca un cóngulo bastante desarrollado que se engrosa bastante hacia la zona distal. En este punto hay un hipocono alto. Bajo la corona se conserva la raíz lingual.

M2 (MNCN 73201) (Fig. 20.3): es subrectangular y con una forma arriñonada. En el lado labial destaca un cóngulo bastante desarrollado, que rodea al paracono y al metacono. Ambas cúspides son cónicas, están separadas por una marcada hendidura central, y el paracono es mucho más grande y más alto que el metacono. El metacono está bastante desplazado hacia la región lingual, con respecto al paracono. Esto genera una fuerte inclinación del lado labial en sentido distal. De sus ápices descienden una crista mesial y otra distal, con las dos ellas enfrentadas en la hendidura central y las otras dos restantes unidas al cóngulo labial. En la unión de la crista mesial del paracono con el cóngulo, se forma un parastilo pequeño. En el lado lingual del metacono hay una crista pequeña que se une prácticamente perpendicular a la

crista media. En esta última se distingue un protocono y un metacono muy bajos y gráciles, y el primero está acompañado de otra cúspide en su lado distal. La preprotocrista describe un arco grande en su ascenso hacia el extremo mesolabial del diente y la postmetaconulocrista es mucho más corta, y se une ligeramente oblicua y en sentido labial, al extremo distal. A lo largo del borde lingual destaca un cíngulo muy desarrollado, cuyo espesor aumenta considerablemente en su parte distal. En este punto se observa un hipocono bajo, que está acompañado de pequeñas crenulaciones hacia la región mesial.

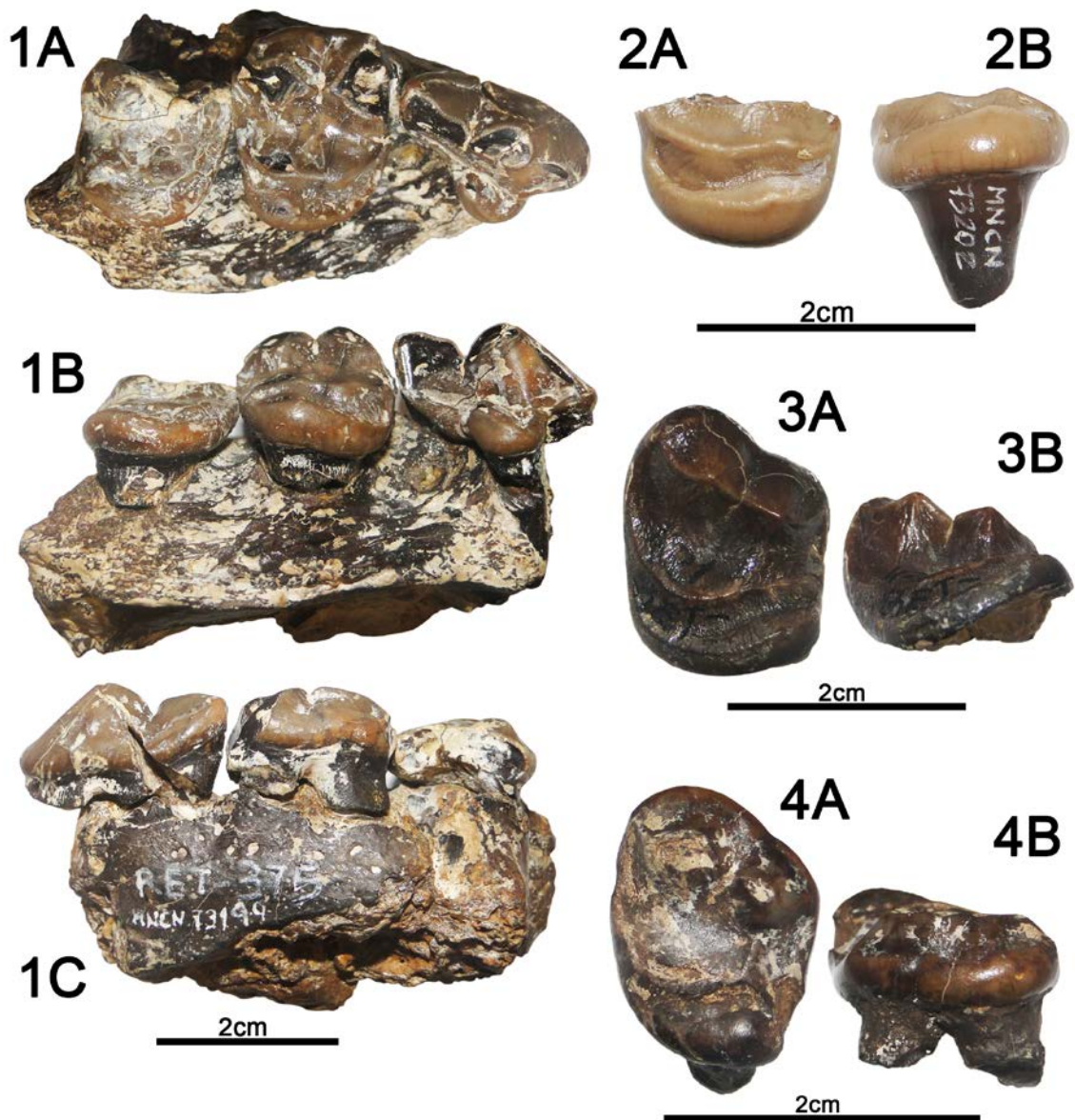


Fig. 20. Restos fósiles de La Retama (Cuenca). 1, MNCN 73199, fragmento maxilar derecho de *Hemicyon sansaniensis*: 1A, vista oclusal; 1B, vista lingual; 1C, vista labial. 2, MNCN 73202, M1 izquierdo de *Hemicyon sansaniensis*: 2A, vista oclusal; 2B, vista lingual. 3, MNCN 73201, M2 izquierdo de *Hemicyon sansaniensis*: 3A, vista oclusal; 3B, vista lingual. 4, MNCN 73203, M2 izquierdo de Hemicyonidae indet.: 4A, vista oclusal; 4B, vista labial.

Especímenes	P4	M1	M2	LP4+M1	LP4-M2	LM1+M2
MNCN 73199 (d)	23,70 x 15,23	18,93* x 22,53	16,64* x	40,98	57,28	35,56*
MNCN 73201 (i)			18,03 x 22,79			

Tabla 2. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de La Retama. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

Yacimiento: El Cañaveral, Madrid

Edad: MN5 (zona local E, Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: CAÑ-29: fragmento de hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de p2-m2. CAÑ-68: fragmento de hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de m1-m3. CAÑ-71: fragmento de hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de m1-m2. CAÑ-1165b: mandíbula completa. Individuo adulto. Consta c, p2-m2 en lado izdo.; c, p2, fragmento de p3, p4-m2 en lado dcho. CAÑ-73: hemimandíbula derecha. Individuo adulto. Consta de i2 y p4-m3. Medidas realizadas en la Tabla 3.

DESCRIPCIÓN

Fragmento de hemimandíbula (CAÑ-29) (Fig. 21.1): este ejemplar está formado por cuatro fragmentos desarticulados de la hemimandíbula, algunos de ellos con dentición. En el fragmento más caudal sólo destaca el alveolo del m3, en el que se observan dos lóbulos separados por una pequeña cresta ósea, lo que podría indicar que este diente no tuviera sus dos raíces fusionadas.

Fragmento con p2 y p3: sólo se conserva la parte más dorsal de la rama horizontal y en su lado lateral se observa un foramen mentoniano grande y profundo, situado entre los dos premolares. Estos están separados por un diastema pequeño, mientras que el p3 está muy próximo al alveolo mesial del p4.

El p2 es mucho más pequeño que el p3, y ambos son alargados y elípticos mesodistalmente. La región más deteriorada en el esmalte del p2 es la distolabial, y en p3 es la mesial. El lado lingual es mucho más aplanado que el labial, y presenta un cingulo bien definido. En p3, este cingulo forma una protuberancia pequeña cerca de la zona media del diente. De sus ápices descienden una crístida mesolingual, que es más mesial en p3, y otra distal. La crístida mesial del p2 está mucho mejor conservada que la distal y en ella no hay cúspides accesorias. Las crístidas del p3 están deterioradas.

Fragmento con p4: el fragmento óseo en el que inserta el p4, está muy mal conservado y el diente presenta fracturas y deformación. Este premolar es mucho más grande que los dos anteriores. El lado lingual es más cóncavo que el labial y presenta un cingulo bien definido. Del ápice desciende una crístida distal, y los lados mesial y distolingual están muy

deteriorados. Carece de cúspide accesoria. Bajo la corona quedan expuestas sus raíces mesial y distal.

Fragmento con m1 y m2: conserva parte de una fosa premasetérica que se extiende rostralmente, al menos, hasta el m1 y cuyo desarrollo aumenta caudalmente. En este punto, la fosa está fracturada y desplazada. El borde inferior que la rodea es grácil y en vista ventral es convexo.

El m1 es alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El paracónido, la mitad labial del protocónido y, sobre todo, la parte distolabial del talónido están fracturados y bastante desplazados. Los extremos mesial y distal son redondeados. El esmalte de las zonas mesial, labial y distolingual está muy deteriorado. El protocónido es la cúspide más grande y más alta del trigónido. El paracónido está separado del protocónido por una hendidura profunda, bien observada en el lado labial. Del ápice del protocónido descienden una crístida mesial y otra distal mejor conservada. Esta última contacta en una hendidura más pequeña, con la crístida mesial del metacónido. El metacónido está bastante desarrollado y se sitúa en posición distal, con respecto al protocónido. La ladera distal del metacónido está muy deteriorada. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=25,69^*$ mm y $L_{tal}=12,43^*$ mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido bajo, grácil y en posición mesial. La crístida mesial del hipocónido está algo deteriorada y culmina en la ladera distal del protocónido, mientras que su crístida distal cierra a la cuenca somera del talónido, en su unión con la crístida lingual. La cuenca se inclina en sentido distal. La muralla lingual es alta y sobre ella hay dos cúspides bien definidas pero deterioradas, donde el entocónido es mucho más grande que el entoconúlido.

El m2 está fracturado y desplazado a lo largo de las dos cúspides principales del trigónido y otra fractura atraviesa la cuenca del talónido hasta el extremo distolabial. El lado labial está mucho más tendido que el lingual y el esmalte se conserva mejor. El protocónido es muy alto. La crístida lingual del protocónido contacta con el metacónido, dividiendo al diente en dos cuencas someras. La crístida mesial del metacónido está más deteriorada que la del protocónido y en la de este último se observa una cúspide pequeña. La crístida que rodea a la cuenca del trigónido está muy mal conservada. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido alto y situado en posición distal. Su crístida distal cierra a la cuenca, en su unión con la crístida lingual. Esta última está mal conservada. La cuenca del talónido se inclina en sentido distal.

Fragmento de hemimandíbula (CAÑ-68) (Fig. 21.2): el fragmento de la rama horizontal es bajo y sólo se conserva parte de la fosa premasetérica. El desarrollo de esta fosa aumenta hacia la región caudal y se extiende rostralmente, al menos, hasta el m1. El borde ventral es convexo.

El m1 es alargado y elíptico mesodistalmente. El esmalte sólo se conserva en el paracónido y en la zona mesial del protocónido. El lado lingual está mucho más deteriorado que el labial. El protocónido es mucho más grande y más alto que el paracónido. La ladera mesial del paracónido se inclina distalmente, mientras que el ápice apunta en sentido opuesto. Esta cúspide tiene una crístida distal, que está separada de la crístida mesial del protocónido por una hendidura bastante profunda. A pesar de las fracturas que afectan al paracónido, en

vista oclusal se observa cómo esta cúspide se gira hacia el lado lingual. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=20,88$ mm y $L_{tal}=8,13$ mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido cuyo ápice, lado lingual y ladera mesial están deteriorados. Su crístida distal cierra parcialmente a la cuenca somera del talónido.

El m2 es alargado y elíptico mesodistalmente. El esmalte está muy deteriorado, salvo en la cuenca del talónido, y falta parte de la corona en las zonas distal y distolingual. El protocónido es muy alto, y con respecto al metacónido es más grande y más alto. El metacónido está un poco desplazado distalmente, con respecto al protocónido. El contacto de la crístida lingual del protocónido y la labial del metacónido divide al diente en dos cuencas someras. En la cuenca del trigónido aún se intuye su cierre mesial por las crístidas mesiales del protocónido y del metacónido, pero ambas están muy mal conservadas. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido alto y situado en posición distal. La crístida distal del hipocónido cierra a la cuenca. En el lado lingual se observan, al menos, dos cúspides deterioradas. La cuenca del talónido se inclina en sentido distal.

El m3 es más pequeño que los dos molares anteriores y es subtriangular, debido a su marcado estrechamiento distal. El esmalte está muy deteriorado, salvo en la zona mesolabial. El lado labial está más tendido que el lingual. El metacónido es mucho más voluminoso que el protocónido y está ligeramente desplazado en sentido distal. Entre ambas cúspides aún se observa una pequeña crístida, que divide al diente en dos cuencas someras. En la cuenca mesial se intuye su cierre por las crístidas mesiales del protocónido y metacónido. En el lado labial del talónido se observa un hipocónido pequeño, cuya crístida distal se une con la lingual, cerrando a la cuenca. Bajo la corona se conservan dos raíces sin fusionar.

Fragmento de hemimandíbula (CAÑ-71) (Fig. 22.1): el fragmento de hueso sólo conserva el inicio de la rama ascendente con el extremo rostral de la fosa masetérica y dos alveólos, uno para la parte distal del m2 y otro para el m3.

El m1 es un diente alargado y elíptico, según el eje mesodistal. Está bien conservado, salvo por la falta de corona en los lados labial y lingual. El extremo mesial es estrecho y redondeado, mientras que el distal es mucho más ancho y ligeramente oblicuo en sentido distal. El protocónido es la cúspide más grande y más alta del trigónido, seguido del paracónido y del metacónido. El lado mesial del paracónido está inclinado distalmente y su ápice apunta en sentido opuesto. De este desciende una crístida mesial pequeña, que se bifurca en otra mesolingual, y una tercera crístida distal mucho más grande. Esta última se interrumpe por una hendidura importante, que separa al paracónido del protocónido. En vista oclusal, el paracónido está girado ligeramente hacia el lado lingual, describiendo un recorrido sigmoidal con el resto de las cúspides del trigónido y las linguales del talónido. Del protocónido también descienden dos crístidas, donde la mesial está mucho más desarrollada que la distal. Entre la crístida distal del protocónido y la mesial del metacónido hay otra hendidura más pequeña. El metacónido está bastante desarrollado y se sitúa en posición distal, con respecto al protocónido. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=21,63$ mm y $L_{tal}=11,55$ mm).

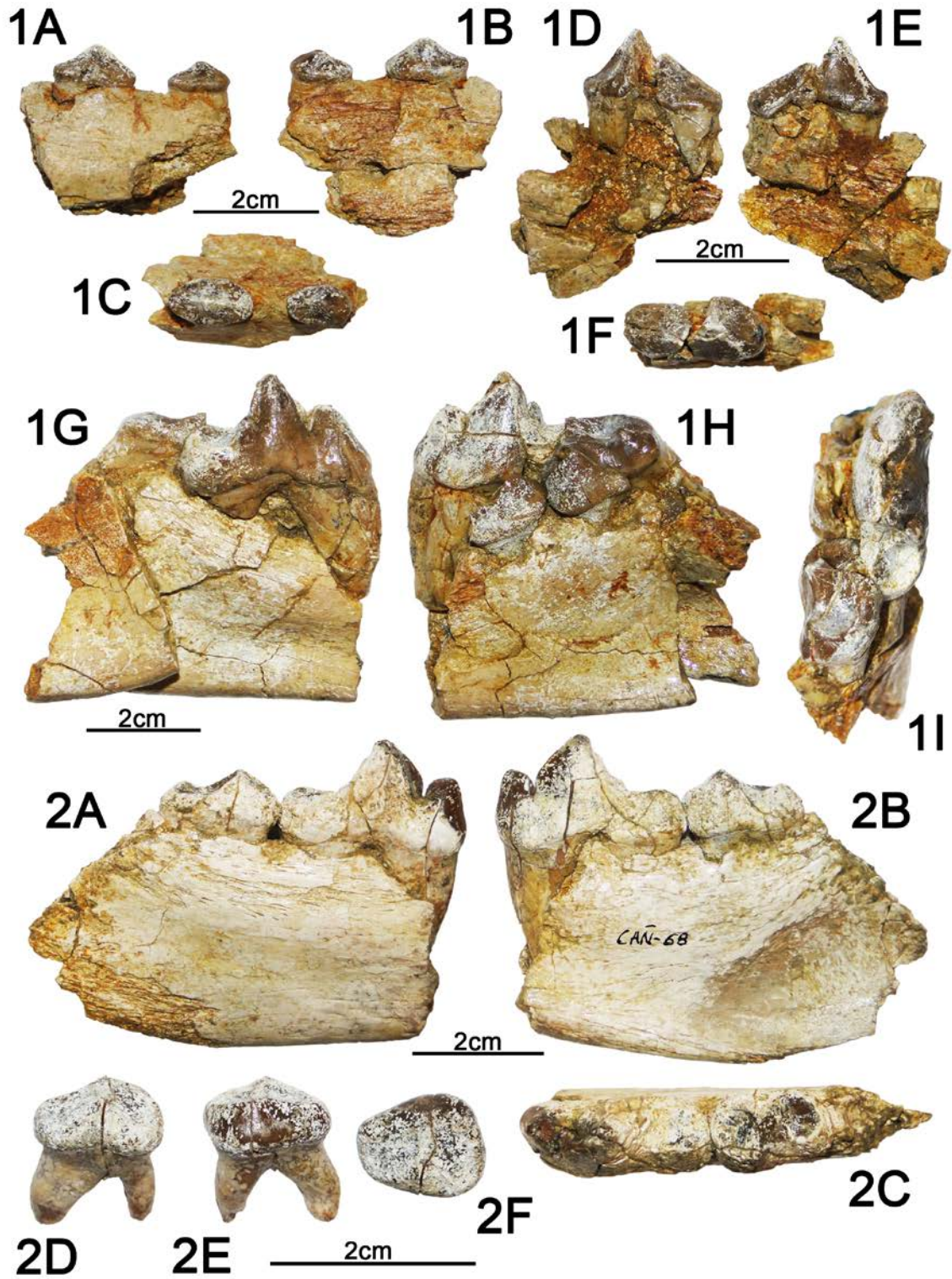


Fig. 21. Restos fósiles de El Cañaveral (Madrid). 1, CAÑ-29, fragmento de hemimandíbula izquierda de *Hemicyon sansaniensis*: 1A, vista lingual del p2-p3; 1B, vista labial del p2-p3; 1C, vista oclusal del p2-p3; 1D, vista lingual del p4; 1E, vista labial del p4; 1F, vista oclusal del p4; 1G, vista lingual del m1-m2; 1H, vista labial del m1-m2; 1I, vista oclusal del m1-m2. 2, CAÑ-68, fragmento de hemimandíbula izquierda de *Hemicyon sansaniensis*: 2A, vista lingual del m1-m2; 2B, vista labial del m1-m2; 2C, vista oclusal del m1-m2; 2D, vista lingual del m3; 2E, vista labial del m3; 2F, vista oclusal del m3.

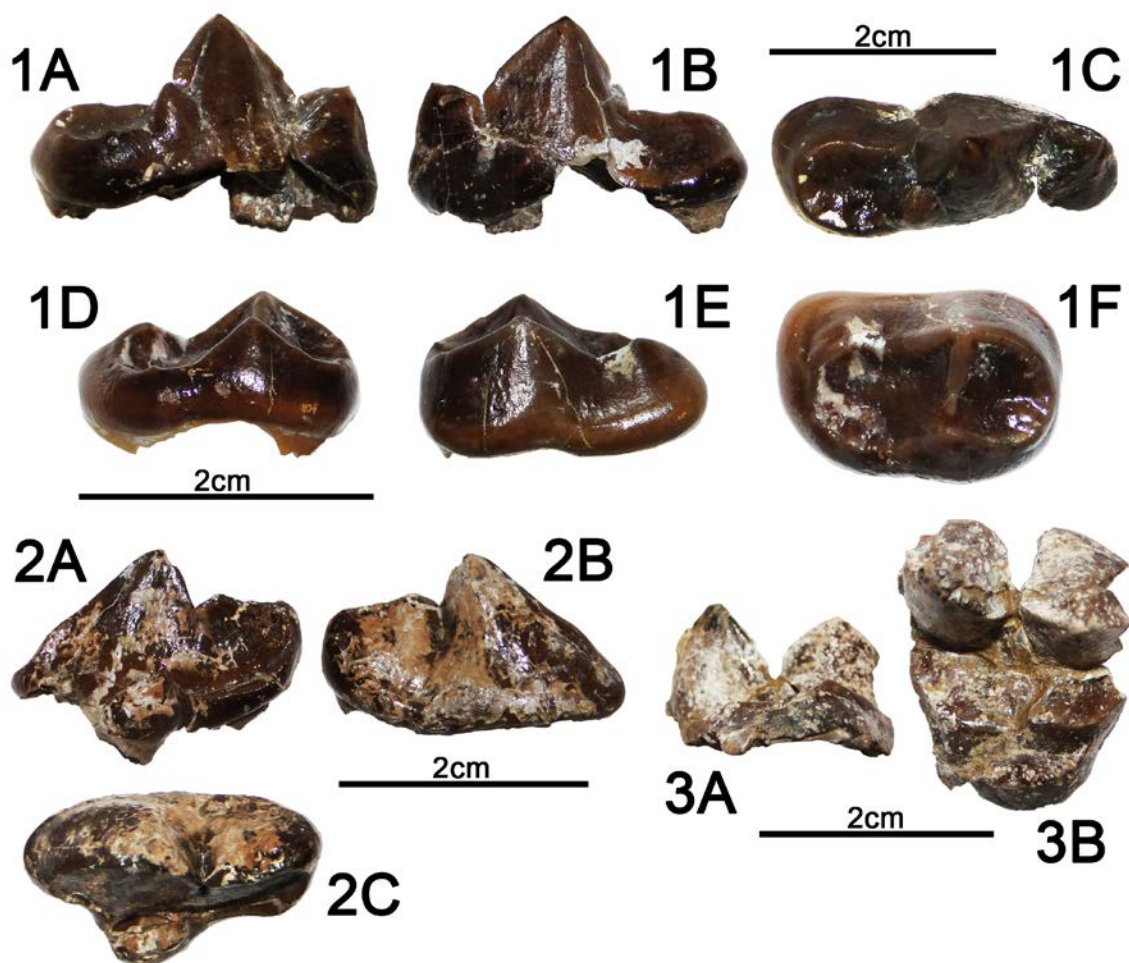


Fig. 22. Restos fósiles de El Cañaveral (Madrid). **1**, CAÑ-71, fragmento de hemimandíbula izquierda de *Hemicyon sansaniensis*: **1A**, vista lingual del m1; **1B**, vista labial del m1; **1C**, vista oclusal del m1; **1D**, vista lingual del m2; **1E**, vista labial del m2; **1F**, vista oclusal del m2. **2**, CAÑ-62, P4 izquierdo de Hemicyonidae indet.: **2A**, vista lingual; **2B**, vista labial; **2C**, vista oclusal. **3**, CAÑ-1229, M1 izquierdo de *Hemicyon* sp.: **3A**, vista lingual; **3B**, vista oclusal.

En el lado labial del talónido destaca un hipocónido bajo, grácil y situado en posición mesial, con respecto al extremo distal del diente. Su crístida mesial culmina en la ladera distal del protocónido y la crístida distal cierra a la cuena somera, en su unión con la crístida lingual. La cuena se inclina en sentido distal. La muralla lingual es alta y sobre ella se observan dos cúspides muy bajas, donde el entocónido es más grande y más alto que el entoconúlido. En el lado distal del entoconúlido se observa una cúspide muy pequeña.

El m2 es alargado y elíptico mesodistalmente. El diente y sus cúspides están bien conservados. Los extremos mesial y distal son redondeados y el segundo es prácticamente perpendicular al eje mayor del diente. El lado labial está más tendido que el lingual. El protocónido es muy alto. Esta cúspide es más grande y más alta que el metacónido, el cual, está ligeramente desplazado en sentido distal. La crístida lingual del protocónido y la labial del metacónido contactan en una hendidura pequeña. Esta unión divide al diente en dos cuenas someras. Las crístidas mesiales del protocónido y metacónido cierran a la cuena mesial, y en

ambas hay una cúspide pequeña. En el extremo mesolingual se observa un paracónido reducido. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido alto y situado en posición distal. La crístida distal del hipocónido cierra a la cuenca del talónido, al unirse con la crístida lingual. En esta se observan dos cúspides muy bajas, donde el entocónido es más grande y más alto que el entoconúlido. Este último está acompañado de una cúspide mesial aún más pequeña. La muralla lingual del talónido es alta y la cuenca se inclina en sentido distal.

Mandíbula (CAÑ-1165b) (Fig. 23): las dos hemimandíbulas están desplazadas entre sí, y muy fracturadas y deformadas. En vista medial la sínfisis mandibular se prolonga caudalmente hasta el p2. En el lado lateral de la hemimandíbula izquierda destacan dos forámenes mentonianos, uno grande y profundo bajo el p2, y otro más pequeño y somero bajo el extremo distal del p3. En la hemimandíbula derecha sólo se observa un foramen bastante deteriorado, bajo el p2. En la zona laterocaudal de ambas ramas destaca una fosa premasetéica, con un mayor desarrollo hacia el m3 y rostralmente está muy deteriorada, pero se extiende más allá del m2. El borde inferior que rodea a esta fosa es fino y tanto este como el resto del borde inferior de la rama horizontal es convexo, en vista ventral. En la hemimandíbula derecha se conserva un poco mejor el inicio de la rama ascendente y en ambas, aún se observa la parte más rostral de la fosa masetéica para el músculo *zygomaticomandibularis*. En el extremo más caudal de la hemimandíbula izquierda se conserva el inicio del proceso angular. El proceso articular derecho está mejor conservado, pero está más desplazado de su posición original. En ambos, la altura aumenta hacia su extremo medial.

El c es un diente esbelto, de sección ovalada y con la corona inclinada en sentido distolingual. Los ápices están bien conservados, pero el resto de la corona está bastante fracturada y deformada, especialmente en el diente izquierdo. En la zona apical del canino derecho se conserva parte de una pequeña carena distal y en el diente izquierdo se observan trazos de la carena mesolingual.

Los tres primeros premolares están separados por diastemas pequeños y en la hemimandíbula derecha se conserva un alveolo para el p1, lo que indica que este diente se insertaría con una sólo raíz. El p3 es un poco más grande que el p2. Ambos dientes son elípticos y alargados mesodistalmente. El lado labial es muy abombado, mientras que el lingual es más aplanado y en el lado lingual del p3 izquierdo hay un cóngulo bien definido. En los p2, la zona más deteriorada es la distolingual. Al p3 derecho le falta toda la parte distal y en el p3 izquierdo las zonas más afectadas son la mesolabial y distolingual. Del ápice de la cúspide principal descienden una crístida mesolingual y otra distal. Las crístidas distales del p2 y p3 izquierdos están deterioradas, pero el p2 derecho carece de cúspide distal accesoria.

El p4 es mucho más grande que los dos premolares anteriores, y su contorno también es elíptico y alargado. El lado labial es abombado, mientras que el lingual es más cóncavo y en su extremo distolingual se genera una protuberancia importante. Del ápice de la cúspide principal descienden una crístida mesial y otra distal, y el lado distolingual del p4 izquierdo está deteriorado. Carece de cúspide distal accesoria.

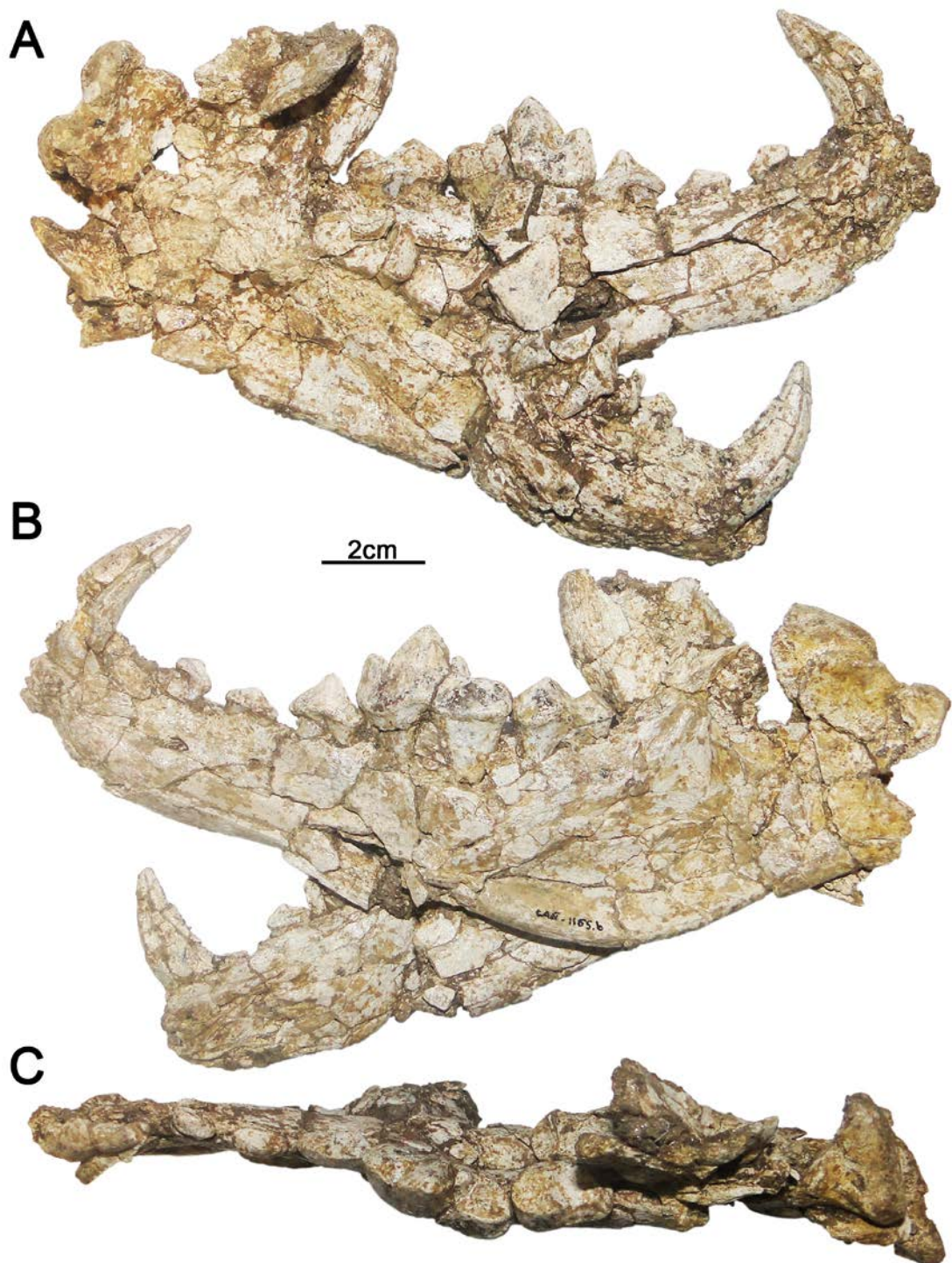


Fig. 23. CAÑ-1165b, mandíbula completa de *Hemicyon sansaniensis* de El Cañaveral (Madrid): **A**, vista labial del lado derecho y vista lingual del lado izquierdo; **B**, vista labial del lado izquierdo y vista lingual del lado derecho; **C**, vista oclusal.

El m1 es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. El extremo mesial del diente izquierdo es redondeado y más estrecho que el distal, el cual, está bastante más deteriorado. El trigónido del molar derecho está muy fracturado y desplazado, pero en el diente izquierdo las cúspides del trigónido están bien conservadas, a excepción del lado mesolingual del

metacónido. El protocónido es la cúspide más grande y más alta de todo el diente. El lado mesial del paracónido se inclina distalmente y su ápice apunta en sentido opuesto. En vista oclusal, esta cúspide está ligeramente girada hacia el lado lingual, formando un recorrido sigmoidal con el resto de las cúspides del trigónido. De su ápice desciende una crístida distal que está separada de la crístida mesial del protocónido, por una hendidura importante. El protocónido tiene una segunda crístida distal más reducida y próxima a la crístida mesial del metacónido. El metacónido está bastante desarrollado. A pesar del ligero desplazamiento del protocónido, el metacónido se sitúa en posición distal con respecto al primero. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=21,89^* \text{ mm}$ y $L_{tal}=12,61^* \text{ mm}$). La cuenca del talónido es somera. En el lado labial destaca un hipocónido bajo y situado en posición mesial, con respecto al extremo distal. En el diente izquierdo, el hipocónido está acompañado de una cúspide distal peor conservada. El cierre distal de la cuenca y el lado lingual de ambos dientes se conservan mal. En el diente derecho se observa una cúspide lingual, con un estado de conservación dudoso. La muralla lingual del talónido es alta.

El m2 es elíptico y alargado mesodistalmente. El lado labial está mucho más tendido que el lingual. El protocónido es muy alto. Esta cúspide es más grande y más alta que el metacónido, el cual, está ligeramente desplazado en sentido distal. El contacto de la crístida lingual del protocónido y la labial del metacónido divide al diente en dos cuencas someras. El diente derecho está fracturado y desplazado a lo largo del protocónido y metacónido, y en gran parte de su lado labial. En el molar izquierdo, el protocónido, metacónido e hipocónido conservan relativamente bien sus ápices. El extremo mesolingual de la cuenca del trigónido, el cierre distal de la cuenca del talónido y el lado lingual del talónido están muy deteriorados. El hipocónido es alto y situado en posición distal. La muralla lingual del talónido es alta.

Hemimandíbula (CAÑ-73) (Fig. 24): la zona rostral de la rama horizontal se conserva hasta el alveolo del p1. Esta rama es baja, su perfil lateral es curvado y la altura aumenta progresivamente hacia el m3. En el lado lateral se observan dos forámenes mentonianos, uno grande y profundo bajo el alveolo distal del p2, y otro más pequeño y somero bajo el alveolo distal del p3. En vista medial, la sínfisis mandibular se extiende caudalmente hasta el p2. En la parte caudal destaca una fosa premasetérica que se extiende rostralmente, al menos, hasta el talónido del m1, y está más desarrollada hacia el m3. El borde inferior que rodea a esta fosa es fino y en vista ventral es convexo. Hacia la región rostral, el borde ventral de la rama horizontal está más fracturado. Por encima de la fosa premasetérica sólo se conserva la parte más rostral de la rama ascendente, cuyo borde desciende lateralmente hacia el m3, dejando una amplia zona medial. También se observa parte de la fosa masetérica, en la que inserta el músculo *zygomaticomandibularis*. Aunque el proceso angular está mal conservado, se proyecta más caudalmente que el proceso articular. En el lado medial del proceso angular hay una superficie rugosa y ovalada, en la que inserta el músculo *pterygoideus medialis*. El proceso articular está fracturado en su parte lateral y su extremo más medial está deteriorado. Este proceso se inclina y aumenta su altura en sentido medial. En vista oclusal, la serie dental describe un recorrido sigmoidal.

El i2 está roto en la base y en gran parte del extremo distal de la corona. Esta tiene el esmalte liso y se inclina en sentido lingual, de manera que el lado labial es más convexo que el lingual. En vista labial, el contorno de la corona es triangular. Está formado por una cúspide mesial grande y con el ápice desgastado en sentido distolingual, y una cúspide distal más pequeña y con el ápice roto. En el lado labial y entre ambas cúspides se observan dos facetas de desgaste grandes y tenues, con la de la cúspide principal inclinada en sentido distolabial y la de la cúspide distal en sentido mesolabial. En el lado mesial de la cúspide principal y en el distal de la cúspide accesoria se observan otras dos facetas, que seguramente se deban al contacto del i1 e i3, respectivamente. Del lado mesial de la cúspide principal y del distal de la cúspide accesoria descienden unas crístidas, donde la mesial culmina en un engrosamiento basal en el lado lingual. Bajo la corona se conserva una raíz bastante larga, recta y aplanada.

En los premolares sólo se conservan un alveolo para el p1, y dos para el p2 y p3. El diastema que hay entre p1-p2 es más estrecho que entre p2-p3. El p4 tiene un contorno elíptico y alargado mesodistalmente. El lado labial es abombado, mientras que el lingual es más cóncavo y presenta una protuberancia distal importante. De la cúspide principal descienden una crístida mesial y otra distal. La zona distolingual está deteriorada. Carece de cúspide distal accesoria.

El m1 es elíptico y alargado mesodistalmente. Está muy fracturado y deformado, especialmente en la zona mesial y lingual del trigónido y en el lado labial del talónido. En la zona mesolabial aún se observa un cingulo bien definido. En el paracónido falta toda su ladera distal, pero su ápice se conserva relativamente bien. El ápice del protocónido está deteriorado y de él descienden una crístida mesial y otra distal. En el metacónido, el ápice no se conserva y su posición con respecto al protocónido se desconoce, debido al desplazamiento de este último. La cuenca del talónido es somera. El hipocónido y la zona distal de la cuenca están deteriorados. En el lado labial, entre el hipocónido y el protocónido, se observa una faceta de desgaste grande y tenue. La muralla lingual del talónido es alta y sobre ella hay dos cúspides muy bajas, donde la mesial es más grande y más alta que la distal.

El m2 es alargado y elíptico, según el eje mesodistal. Está fracturado a lo largo del lado labial y el protocónido, y en el lado lingual del metacónido. El extremo distal es redondeado, y el esmalte se conserva mucho mejor en este punto y en el lado labial. El lado labial está mucho más tendido que el lingual. El protocónido es muy alto. Esta cúspide es más grande y más alta que el metacónido, y este último está un poco desplazado distalmente, con respecto al protocónido. Los ápices de estas dos cúspides están un poco deteriorados. La crístida lingual del protocónido y la labial del metacónido convergen en una pequeña hendidura central. Esto divide al diente en dos cuencas someras. La crístida mesial del protocónido está mejor conservada que la del metacónido. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido alto y situado en posición distal. Su crístida distal cierra a la cuenca. La muralla lingual del talónido es alta y sobre ella, el lado lingual está muy deteriorado.

El m3 es más pequeño que los dos molares anteriores. Su contorno es subtriangular, debido al marcado estrechamiento hacia la región distal. El esmalte se conserva peor en los extremos mesial y distal. El lado labial está mucho más tendido que el lingual.

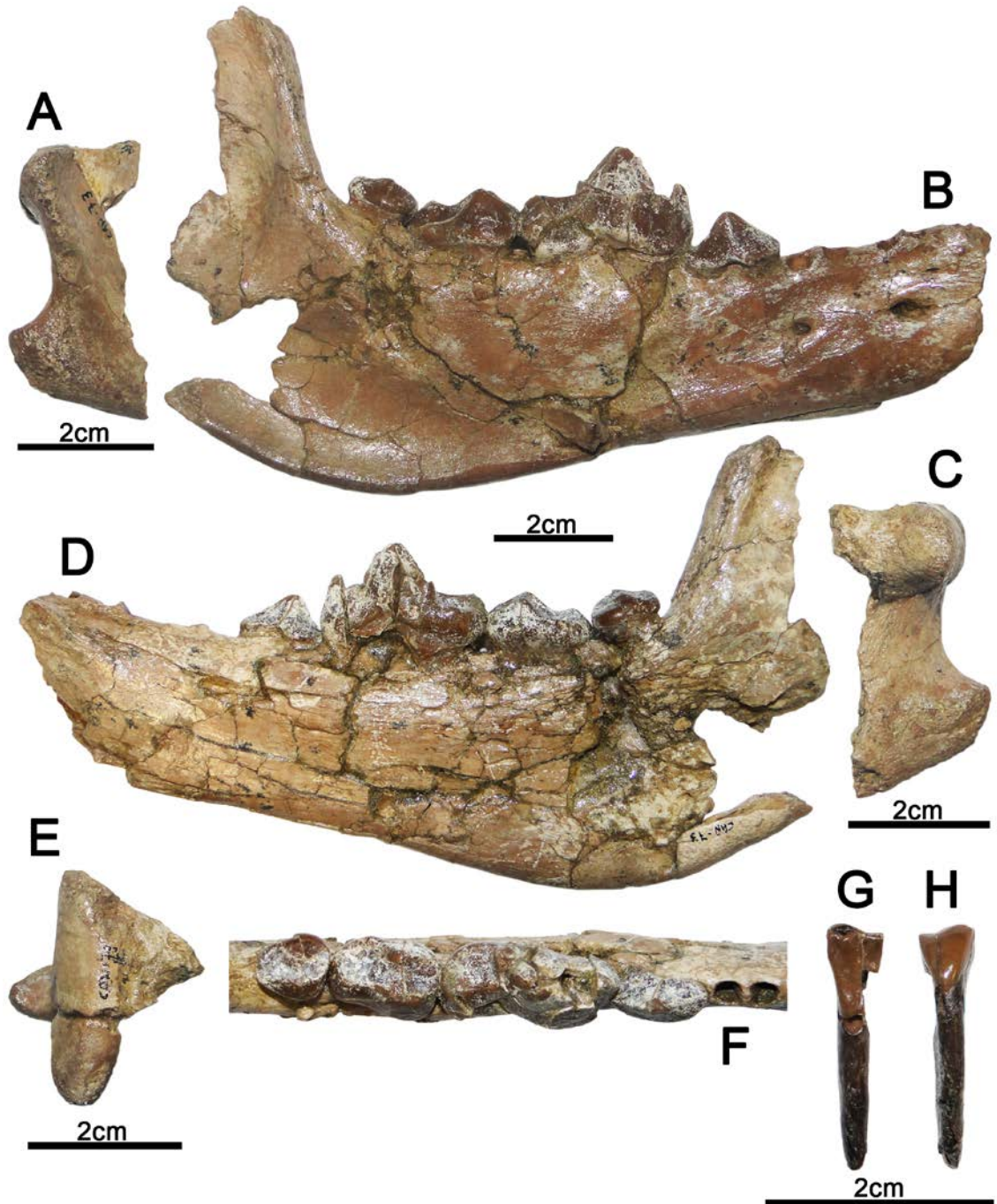


Fig. 24. CAÑ-73, hemimandíbula derecha de *Hemicyon sansaniensis* de El Cañaveral (Madrid): **A**, vista labial del fragmento caudal; **B**, vista labial; **C**, vista lingual del fragmento caudal; **D**, vista lingual; **E**, vista oclusal del fragmento caudal; **F**, vista oclusal; **G**, vista lingual del i2; **H**, vista labial del i2.

El metacónido es mucho más voluminoso que el protocónido. A lo largo de ambas cúspides, la corona está fracturada y bastante desplazada. En los extremos mesial y distal se desarrollan dos cuencas someras. Ambas cuencas están cerradas por una crístida. En la cuenca del trigónido, la parte mesolabial de la crístida está más deteriorada que la mesolingual y en la cuenca del talónido, la zona labial es la peor conservada.

Especímenes	i2	c	p2	p3	p4	m1	m2	m3
CAN-29 (i)			10,23 x 6,64	13,62 x 7,73		35,38* x 13,95*		
CAN-68 (i)						28,55* x 12,33*	18,67 x 12,69	12,64 x 9,90
CAN-71 (i)						30,98 x 12,91	19,97 x 13,54	
CAN-1165b (d)		14,01* x 10,66* (h= >23,87)	9,19 x 5,11*					
CAN-1165b (i)		(h= >25,40)	9,33 x 5,30	11,28 x 5,57	14,95 x 7,86	31,34* x 12,89*	19,77 x 13,13	
CAN-73 (d)	5,02 x 6,65*				16,57 x 8,72		18,82 x 13,12	12,39* x 10,98*

Especímenes	Accd	Hcd	Hmdp2	Hmdp4	Hmdm1	Hmdm2	Hmdm3	LSD	LSM
CAN-68					33,02	37,83			
CAN-1165b (d)	23,78	11,61*							
CAN-1165b (i)			26,13*			35,4*	47,62*		
CAN-73	30,01	12,6		29,75	37*	42,49	50,65	74,15	59,48*

Tabla 3. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición inferior y de las hemimandíbulas de *Hemicyonidae* del yacimiento de El Cañaveral. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **h**, altura; **i**, lado izquierdo.
*Cantidad aproximada.

Hemicyon sansaniensis Lartet, 1851

1985- *Hemicyon sansaniensis* Lartet. Morales y Soria, Pág. 81

1998- *Hemicyon sansaniensis sansaniensis* Lartet. Ginsburg y Morales, Pág. 99

Yacimiento: Henares 1, Madrid

Edad: MN6 (zona local F, Aragoniense superior, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: MNCN 49363 (H-1-101): fragmento de maxilar izquierdo. Individuo adulto. Consta de P4-M2. **Dentición inferior aislada:** **m1:** MNCN 69482 (H-1-120) (izdo.). Medidas realizadas en la Tabla 4.

Descripción

Fragmento de maxilar (MNCN 49363) (Fig. 25.1): en el lado labial de este espécimen, el arco cigomático tiene su origen en el M2. En vista caudal, este molar se inserta bajo una pared ósea vertical y ancha. En el lado medial, destaca una depresión ovalada del seno maxilar caudal, limitado rostralmente por parte de un septo interseno maxilar. A partir del extremo caudal de este seno se conserva parte del canal del foramen palatino caudal, hasta un punto previo de la pared ósea. En vista ventral, se observa parte de la curvatura del borde libre de la lámina horizontal del palatino. Esto indica que el hueso palatino se extiende hasta el M2, dando paso a su rama caudal izquierda. Junto a esta rama y en la parte distolingual del M2, se conserva una pequeña tuberosidad maxilar.

El P4 es un diente subtriangular y alargado mesodistalmente. Está rodeado por un cóngulo labial mucho menos desarrollado que el lingual. Este último tiene una faceta de desgaste pequeña en su extremo más distal. El paracono es la cúspide más grande y está atravesado por una fractura, que genera un desplazamiento moderado de su parte mesial en sentido labial. Su ápice muestra una faceta de desgaste en sentido distolingual. De él descienden una crista mesial y otra mesolingual que se unen al cóngulo, y una tercera crista distal peor conservada que contacta con la crista mesial del metastilo, en una hendidura profunda. No hay parastilo. El lado mesolabial del paracono está muy abombado. Falta gran parte de la zona distal del metastilo, pero aún se observa como el extremo más distal del cóngulo asciende hacia ese punto. El protocono es moderadamente alto, acortado mesodistalmente y se sitúa en posición media, con respecto al paracono. Está moderadamente proyectado y su sentido de proyección es distal. Carece de cúspides accesorias y de su extremo distal se prolonga una crista que culmina en el surco longitudinal, que separa a esta cúspide del resto del diente.

El M1 es subrectangular, con el extremo labial más largo que el lingual. En el lado labial destaca un cóngulo muy desarrollado, que rodea al paracono y al metacono. El paracono es más alto y ligeramente más grande que el metacono, son cónicas y se encuentran al mismo nivel. El ápice del paracono presenta una faceta de desgaste más grande que el del metacono y ambas se inclinan en sentido distolingual. De ambas cúspides descienden una crista mesial y otra distal, donde la distal del paracono y la mesial del metacono contactan en una profunda hendidura central. Las otras dos restantes se unen al cóngulo. En el extremo mesial de la base del paracono se observa una pequeña crista, que no se une a la crista media. En esta última, el protocono es muy bajo y grácil, mientras que el metaconulo es muy alto y mucho más robusto. La preprotocrista asciende hacia el cóngulo mesolabial, mientras que la postmetaconulocrista se une perpendicularmente al extremo distal del diente. El lado mesial tiene su zona mesolabial muy inclinada en sentido distal, mientras que la mesolingual está prácticamente perpendicular al lado labial del diente. Cerca de la crista media, el lado mesial presenta una faceta de desgaste grande. El extremo mesolingual de la corona está moderadamente desarrollado. El lado distal está bastante inclinado en sentido mesial. A lo largo del extremo lingual se forma un cóngulo importante, que se engrosa considerablemente hacia el extremo más distal. La parte mesial de este cóngulo se interrumpe por la faceta de desgaste que afecta a la zona mesial.

El M2 es subrectangular, de forma arriñonada y su tamaño es muy similar al del M1. En el lado labial hay un cóngulo importante que rodea al paracono y al metacono. La zona distolabial del metacono está deteriorada. El paracono es más alto y más grande que el metacono y ambos son cónicos. El metacono está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono, lo que genera una inclinación bastante fuerte y en sentido distal del lado labial.

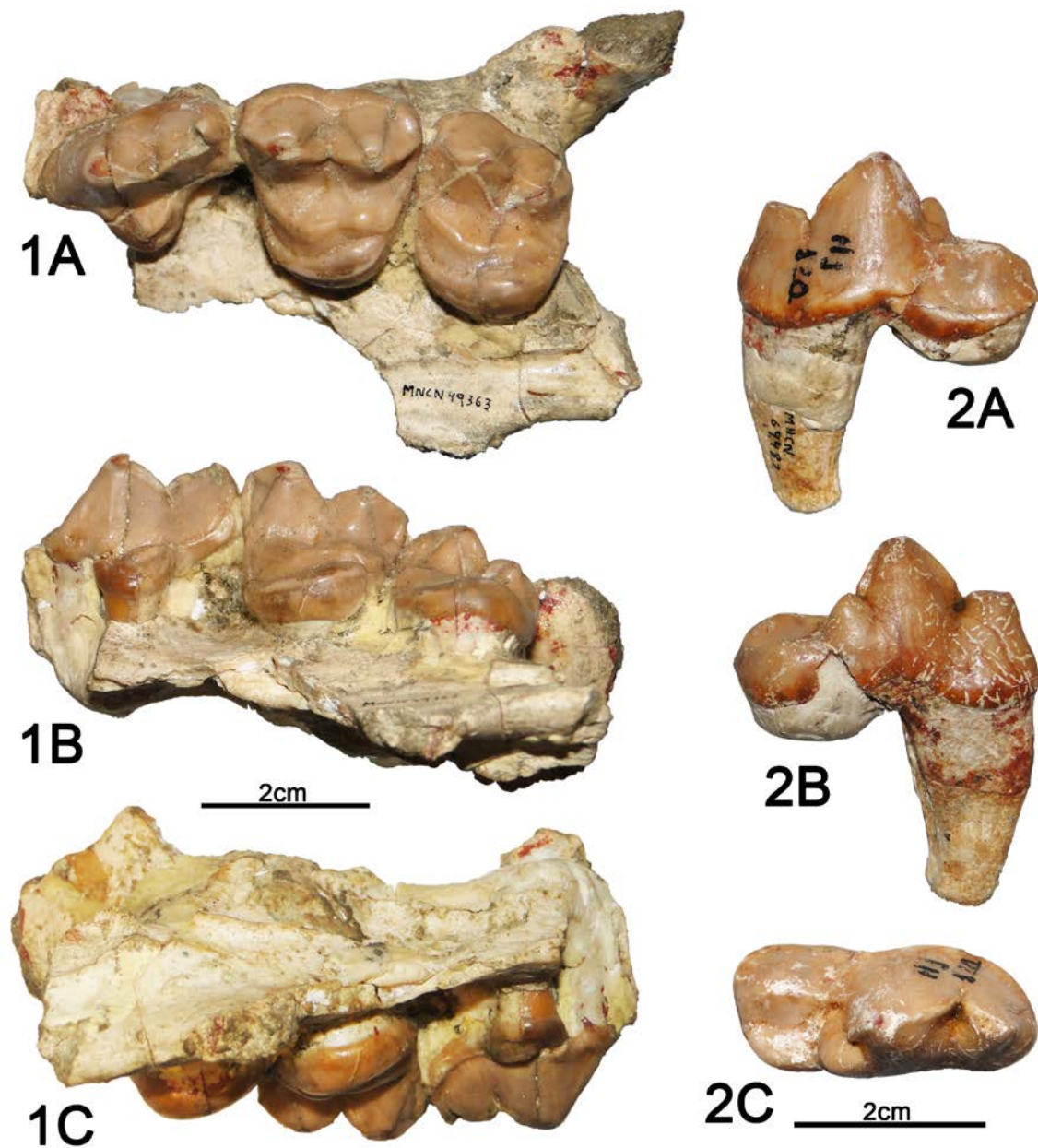


Fig. 25. Restos fósiles de *Hemicyon sansaniensis* de Henares 1 (Madrid). 1, MNCN 49363, fragmento de maxilar izquierdo: **1A**, vista oclusal; **1B**, vista lingual; **1C**, vista medial. 2, MNCN 69482, m1 izquierdo: **2A**, vista labial; **2B**, vista lingual; **2C**, vista oclusal.

De sus ápices descienden una crista mesial y otra distal, donde dos de ellas contactan en una marcada hendidura central. Estas dos cúspides están bien conservadas, salvo por la presencia de fracturas que las atraviesan y otras que desplazan ligeramente al lado lingual del paracono. En la crista media el protocono es muy bajo y grácil. La rama mesial de la crista media forma un arco grande, en su ascenso hacia el extremo mesolabial del diente. La rama distal está peor conservada y contacta prácticamente perpendicular con el extremo distal del diente. A lo largo del lado lingual destaca un cingulo muy desarrollado, que se engrosa hacia el extremo más distal. En este punto el esmalte está un poco deteriorado.

Dentición inferior aislada:

m1 (MNCN 69482) (Fig. 25.2): es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. En el lado labial está provisto de un cúngulo, bien definido en su parte mesial y distal. El protocónido es la cúspide más grande y más alta, seguida del paracónido y el metacónido. El ápice del protocónido presenta una faceta de desgaste pequeña, inclinada en sentido distolabial. De él descienden dos crístidas, una mesolabial y otra distolingual. La crístida mesolabial es la más desarrollada y contacta con el paracónido en una hendidura profunda, mientras que la crístida distal lo hace en una hendidura más pequeña, con la crístida mesolabial del metacónido. En vista oclusal, el paracónido está un poco girado lingualmente, formando un recorrido sigmoidal con el resto de cúspides del trigónido y de la crístida lingual del talónido. El ápice del paracónido tiene una faceta de desgaste grande, inclinada en sentido distolingual. La ladera mesial del paracónido está inclinada distalmente. En el lado labial del paracónido y en la zona mesolabial del protocónido se observan dos facetas de desgaste importantes. El metacónido está bastante desarrollado y ocupa posición distal, con respecto al protocónido. El trigónido es más largo que el talónido (Ltri=23,13 mm y Ltal=12,53 mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido bajo, grácil y situado en posición mesial. En la zona mesolabial del hipocónido destaca una faceta de desgaste grande. En vista oclusal, la zona labial entre el protocónido y el hipocónido muestra una constricción muy débil. Su crístida mesial se prolonga hasta la ladera distal del protocónido, mientras que la crístida distal cierra la cuenca somera del talónido al unirse con la crístida lingual del talónido. En esta última se observa una cúspide grande y muy baja. La cuenca del talónido se inclina en sentido distal. Bajo la corona se conserva bien la raíz mesial.

Especímenes	P4	M1	M2	LP4+M1	LP4-M2	LM1+M2	m1
MNCN 49363 (i)	26,02 x 16,66	21 x 23,92	17,98 x 23,97	45,83	63,34	40,61	
MNCN 69482 (i)							32,56 x 14,23

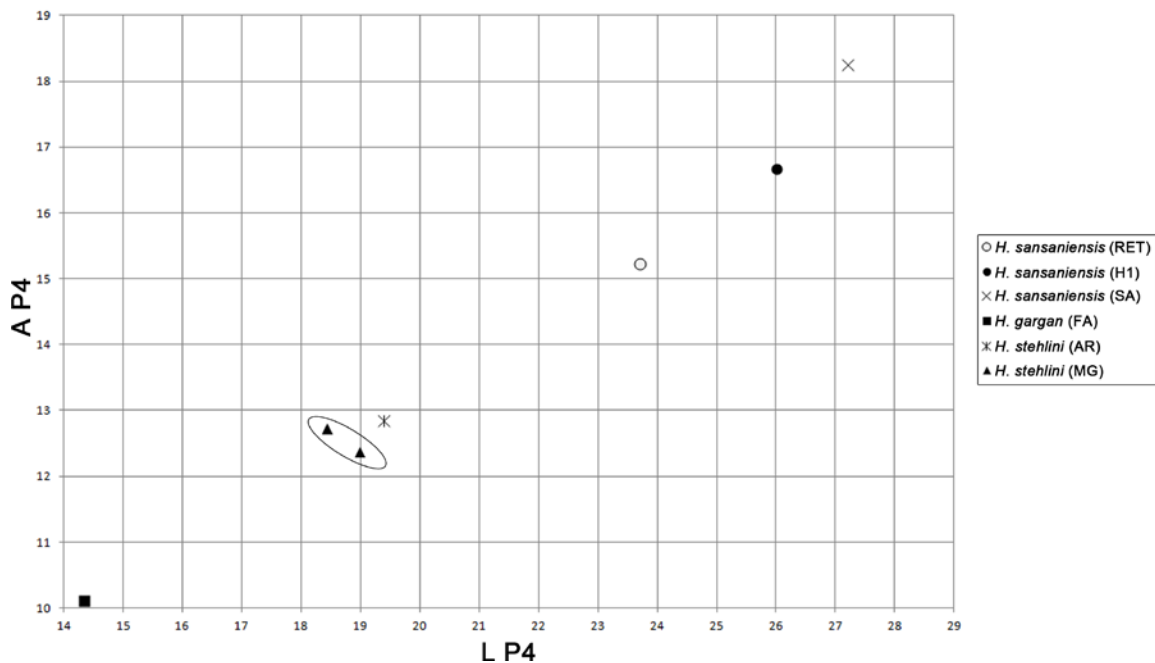
Tabla 4. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior e inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Henares 1. Abreviaturas: i, lado izquierdo.

Discusión

El material de todas estas localidades se han considerado como hemiciónidos por la posición media que ocupa el protocono del P4, con respecto al paracono, la superficie oclusal alargada y bastante estrecha de los molares superiores, la ausencia de M3, la presencia de una fosa premasetéica y el escaso desarrollo del metacónido en m1.

El maxilar MNCN 73199 difiere de *Phoberocyon* por tener un protocono del P4 acortado y proyectado en sentido mesial, y por un mayor desarrollo del extremo mesolingual del M1. Se diferencia del holotipo de *Plithocyon armagnacensis* de Sansan (MN6) (MNHN.F.Sa 244-246) (Filhol, 1891, Pl. VII y IX; Ginsburg, 1961, Pl. VI) en: el P4 tiene un lado mesolabial mucho más abombado y el protocono se proyecta en sentido mesial; el M1 es más subrectangular, su extremo mesolingual está más desarrollado y el lado distal también está

bastante inclinado en sentido mesial, pero de manera continua desde el lado labial hasta el lingual. Por otro lado, la morfología de los dientes de este maxilar recuerda a *Hemicyon*. Dentro de este género se diferencia de *H. stehlini* por tener un M1 con el extremo mesolingual más desarrollado, y con el lado distal mucho más inclinado en sentido mesial y con una sola inclinación. La proyección del protocono del P4 en sentido mesial que comparte con este taxón, difiere de *H. sansaniensis*, pero no habría que descartar la posibilidad de que formas temporalmente más antiguas de esta especie aún presentasen un protocono en una posición más adelantada. Las relaciones filogenéticas obtenidas en el análisis elaborado en el presente trabajo, muestran una mayor relación de este ejemplar y de los otros dos molares superiores estudiados con *H. sansaniensis*. Las tallas del P4 y del M1 de MNCN 73199 también son más cercanas a las formas de *H. sansaniensis* (Fig. 26).



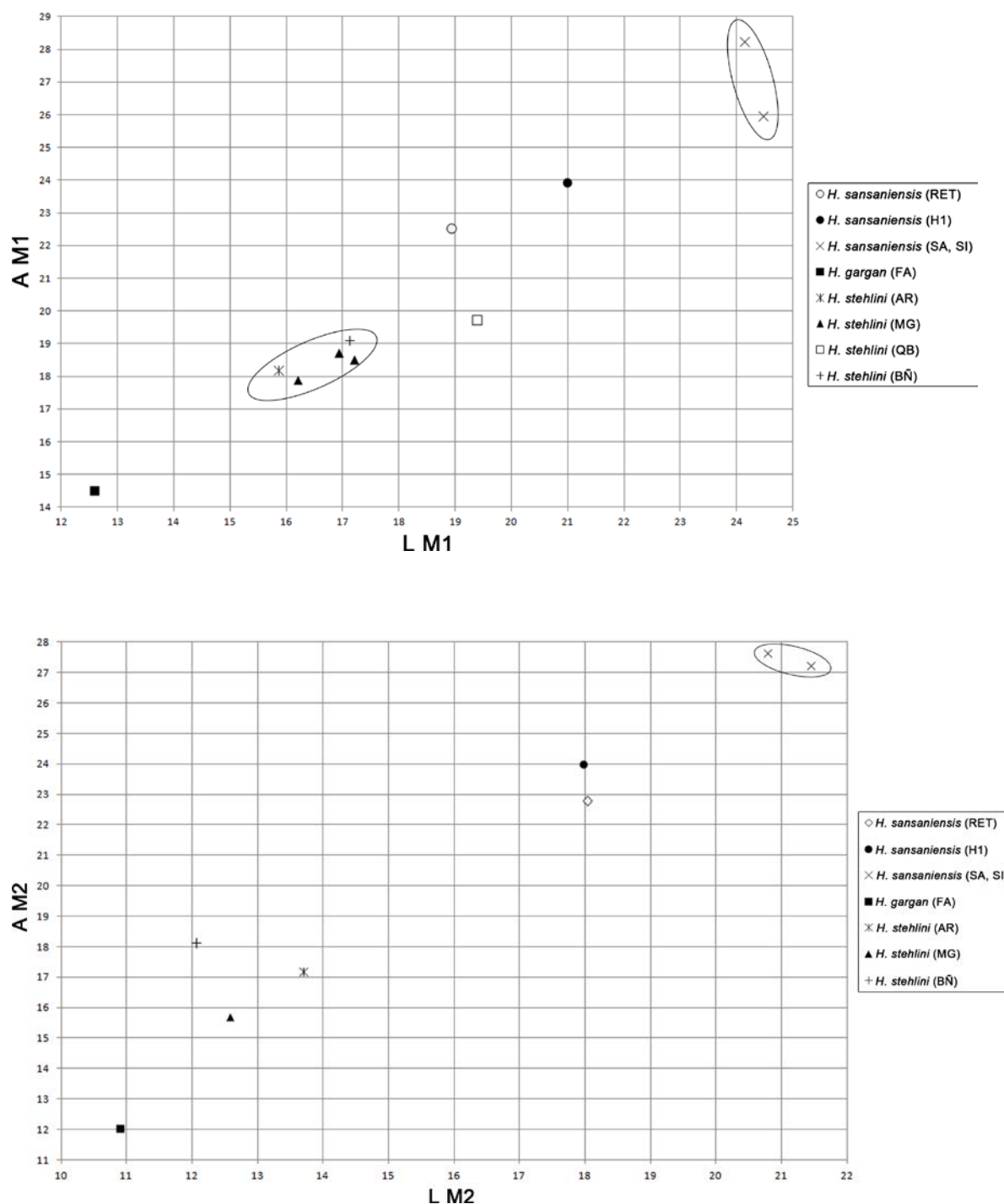


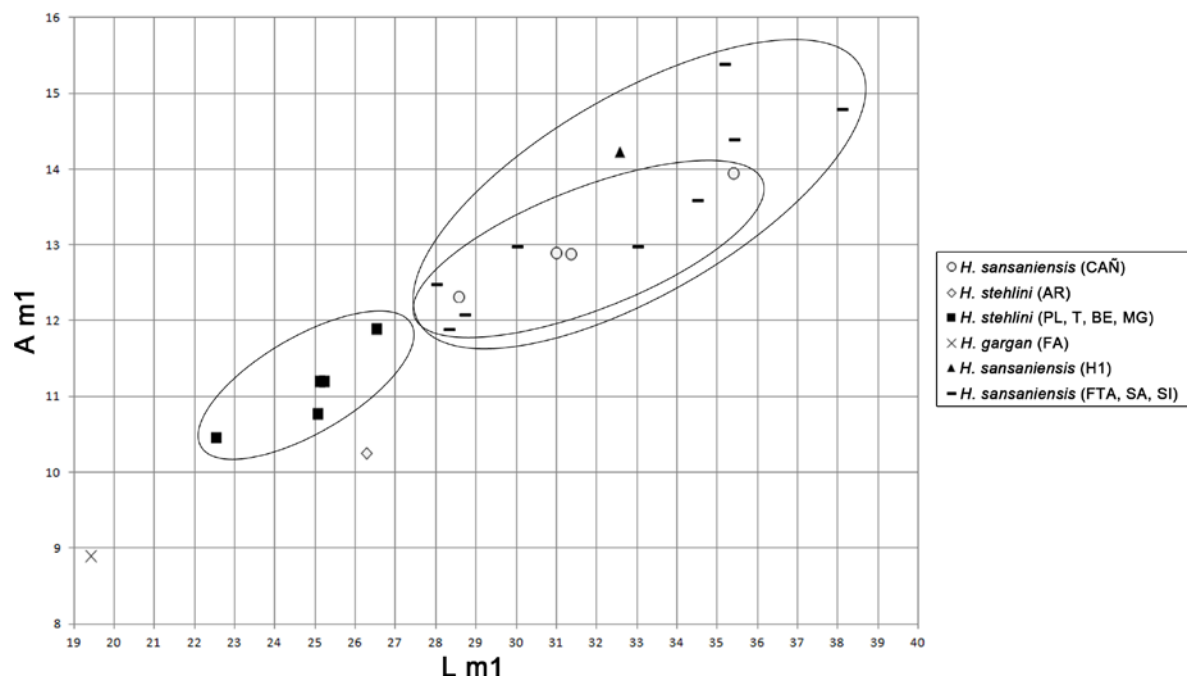
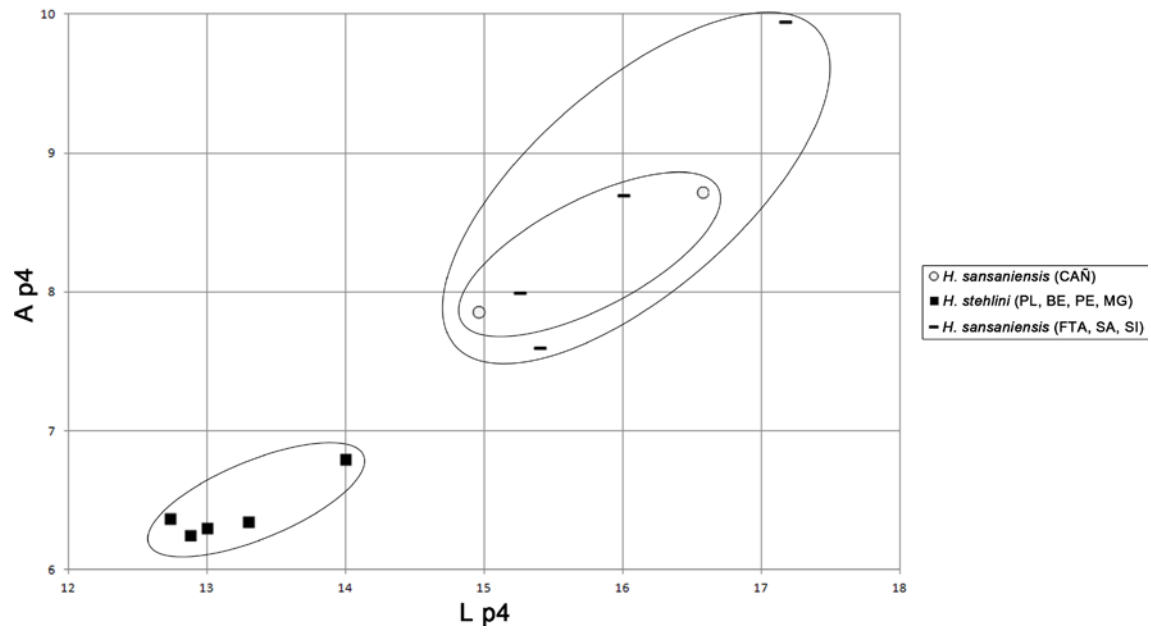
Fig. 26. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de La Retama. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **BÑ**, Buñol; **FA**, Faluns d'Anjou; **H1**, Henares 1; **MG**, Montréal du Gers; **QB**, Quinta da Barbacena; **RET**, La Retama; **SA**, Sansan; **SI**, Simorre. Medidas empleadas en la Tabla S3 (ver material suplementario).

El fragmento de M1 de La Retama (MN5) (MNCN 73202) difiere de *Phoberocyon* por tener un protocono más bajo, un metacónulo más robusto y un extremo mesolingual más desarrollado. Se diferencia del holotipo de *Pl. armagnacensis* por el protocono mucho más grácil y más bajo, y el extremo mesolingual más desarrollado. La morfología de este molar es

similar a la de los dientes homólogos atribuidos a *Hemicyon sansaniensis*, como los maxilares de Sansan (SAN 347), Simorre (MN6) (SIM 1995 29) o el maxilar de Henares 1 (MN6) (MNCN 49363) basada en: un protocono bajo y grácil; un metacónulo alto y robusto; y un extremo mesolingual desarrollado. El ejemplar MNCN 73201 se diferencia del holotipo de *Pl. armagnacensis* por tener un protocono mucho más bajo y grácil, y un metacónulo más grácil. El otro M2 hallado en La Retama (MNCN 73197) y atribuido a *Plithocyon*, también tiene un protocono grácil, pero esta cúspide y el metacónulo son mucho más altos, y el metacónulo es mucho más robusto. Por otro lado, la morfología de MNCN 73201 recuerda a *Phoberocyon* y *Hemicyon*, aunque su talla es mayor que los dientes homólogos de *Phoberocyon*, pero cercana a la del maxilar de *H. sansaniensis* de Henare 1 (Fig. 26).

Los ejemplares estudiados de El Cañaveral comparten con *Plithocyon* y *Hemicyon* los siguientes caracteres: la fosa premasetéica se extiende rostralmente hasta el m1; los premolares inferiores carecen de cúspide distal accesoria; en m1, el metacónido ocupa una posición distal (CAÑ-29, CAÑ-71, CAÑ-1165b), la muralla lingual del talónido es alta, su hipocónido se sitúa en posición mesial (CAÑ-29, CAÑ-71, CAÑ-1165b), la cuenca del talónido se inclina en sentido distal (CAÑ-29, CAÑ-71), y el entocónido es más grande (CAÑ-29, CAÑ-71, CAÑ-73) y más alto (CAÑ-71, CAÑ-73) que el entoconúlido; y en m2, el paracónido es reducido (CAÑ-71) y la muralla lingual del talónido es alta (CAÑ-71, CAÑ-1165b).

En CAÑ-29, CAÑ-1165b y CAÑ-73 el lado distolingual del p4 está muy deteriorado como para confirmar la presencia de una crístida, que es característica de *Plithocyon*. Sin embargo, el material de El Cañaveral presenta varios caracteres que se asemejan más a *Hemicyon*: el p4 es elíptico (CAÑ-1165b, CAÑ-73); en m1, el hipocónido es bajo (CAÑ-29, CAÑ-71, CAÑ-1165b) y grácil (CAÑ-29, CAÑ-71), y las cúspides linguales del talónido son muy bajas (CAÑ-71, CAÑ-73); en m2, el hipocónido ocupa una posición distal y las cúspides linguales del talónido son muy bajas (CAÑ-71). Dentro de este género, la elevada altura del protocónido y del hipocónido en los m2 de los individuos estudiados recuerdan a *H. sansaniensis*. La cuenca del talónido del m2 en *H. stehlini* puede inclinarse en sentido mesial o distal, pero en *H. sansaniensis* únicamente se inclina en sentido distal, como en CAÑ-29, CAÑ-71 y CAÑ-68. La talla de la dentición de El Cañaveral también se encuentra dentro del rango de variación de *H. sansaniensis* (Fig. 27).



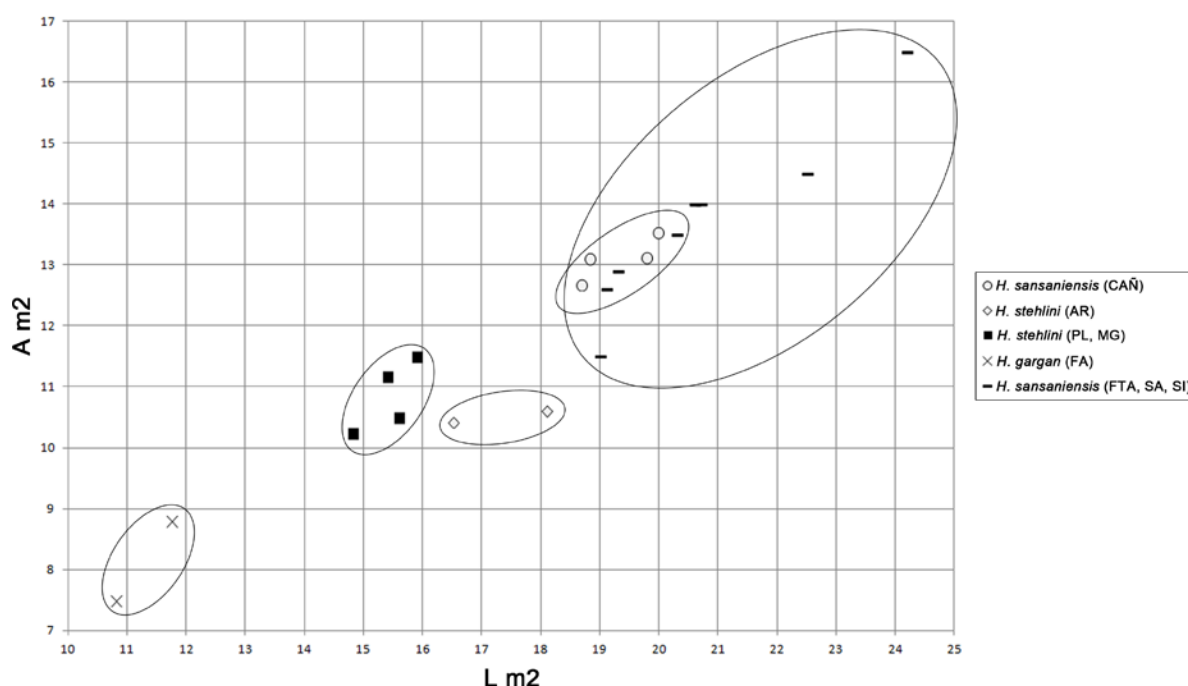


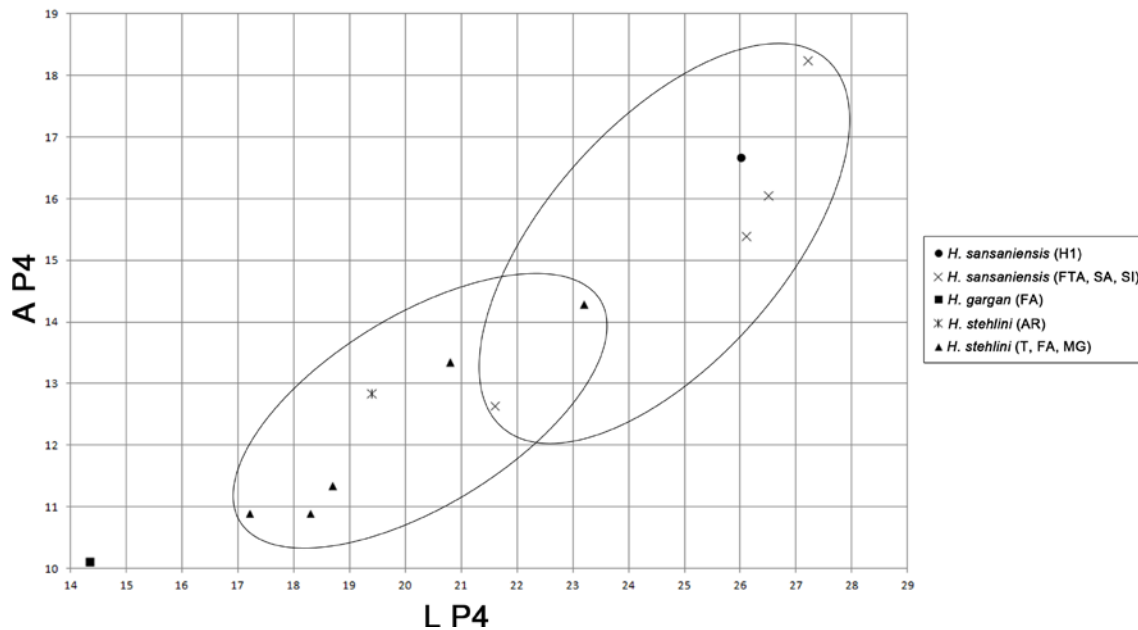
Fig. 27. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de El Cañaveral. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **BE**, Bézian; **CAÑ**, El Cañaveral; **FA**, Faluns d' Anjou; **FTA**, Faluns de Touraine y d' Anjou; **H1**, Henares 1; **MG**, Montréal du Gers; **PE**, Pellecahus; **PL**, Pontlevoy; **SA**, Sansan; **SI**, Simorre; **T**, Tavers. Medidas empleadas en la Tabla S4 (ver material suplementario).

En el maxilar MNCN 49363, la ausencia de parastilo en P4 y el importante abombamiento mesolabial de su paracono son caracteres que lo diferencian del holotipo de *Pl. armagnacensis*. En *Phoberocyon* el parastilo también puede estar ausente o muy poco desarrollado, pero en este género el protocono está más alargado y menos proyectado lingualmente. El M1 de Henares 1 es más subrectangular que en *Pl. armagnacensis*, su protocono es mucho más bajo que en *Pl. armagnacensis* y *Phoberocyon*, y esta cúspide es más grácil que en *Pl. armagnacensis*. El metacónulo es más alto que en *Pl. armagnacensis* y *Phoberocyon*, y es más robusto que en *Phoberocyon*. El extremo mesolingual está más desarrollado que en estos dos taxones. El lado mesial del diente de Henares 1 tiene dos inclinaciones diferentes, mientras que en *Pl. armagnacensis* y en algunos ejemplares de *Phoberocyon* sólo tienen una inclinación en sentido distal. Por el contrario, el lado distal muestra una inclinación continua en sentido mesial, mientras que en *Pl. armagnacensis* se observan dos tipos de inclinación. El protocono del M2 es mucho más bajo y más grácil que en *Pl. armagnacensis*.

La ausencia de parastilo y el abombamiento mesolabial del paracono del P4, el escaso desarrollo y gracilidad del protocono en ambos molares superiores, y la importante altura y robustez del metacónulo en M1 son caracteres observados en *Hemicyon*. Dentro de este género, la talla de los dientes del maxilar estudiado se encuentra dentro de los rangos de variación de *H. sansaniensis* (Fig. 28). Con este taxón también comparte la morfología del M1, con un extremo mesolingual moderadamente desarrollado y un lado mesial cuya zona

mesolabial se inclina en sentido distal, mientras que la parte mesolingual es más paralela al eje labiolingual del diente.

El m1 de Henares 1 se diferencia de *Phoberocyon* por la menor altura del hipocónido y su posición más mesial, la menor constricción labial entre el protocónido y el hipocónido, la inclinación en sentido distal de la cuenca del talónido y la menor altura de la cúspide lingual del talónido. Comparte con el holotipo de *Pl. armagnacensis* la débil constricción labial, la inclinación en sentido distal de la cuenca del talónido y la posición mesial del hipocónido. Sin embargo, se diferencia de este por la menor altura y la mayor gracilidad del hipocónido, y la menor altura de la cúspide lingual del talónido. Estos tres caracteres, junto con la posición mesial del hipocónido, la débil constricción labial y la inclinación en sentido distal de la cuenca del talónido, recuerdan bastante a *Hemicyon*. La talla de MNCN 69482 también se encuentra dentro del rango de variación de *H. sansaniensis* (Fig. 29). De este modo, el material estudiado de La Retama y El Cañaveral se ha considerado como *H. sansaniensis*, mientras que los ejemplares de Henares 1 mantienen su atribución a este taxón.



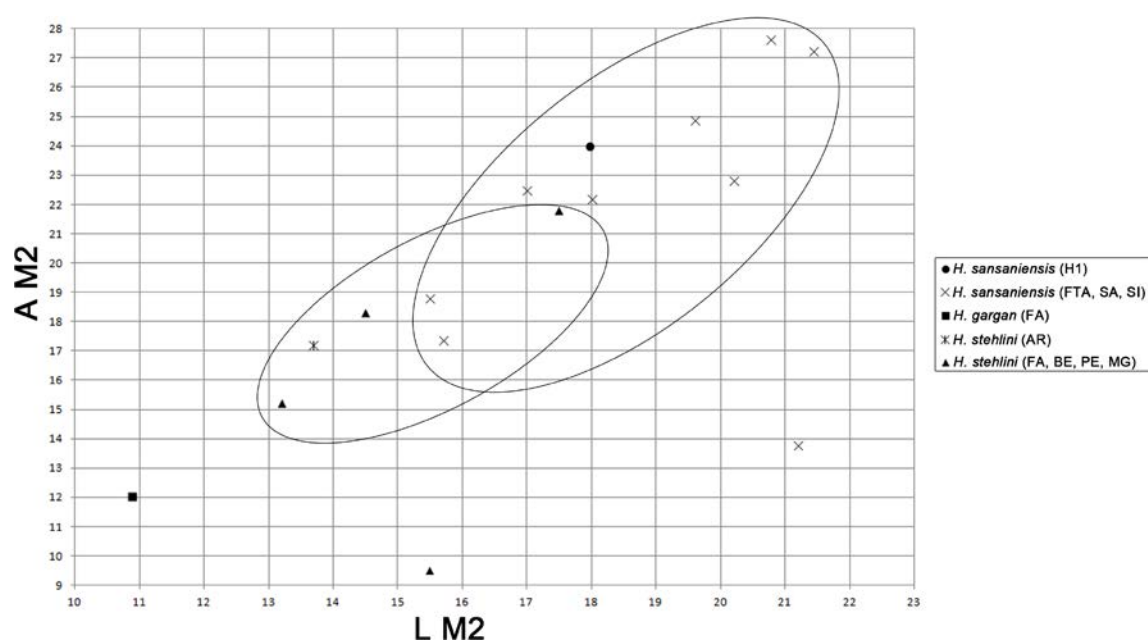
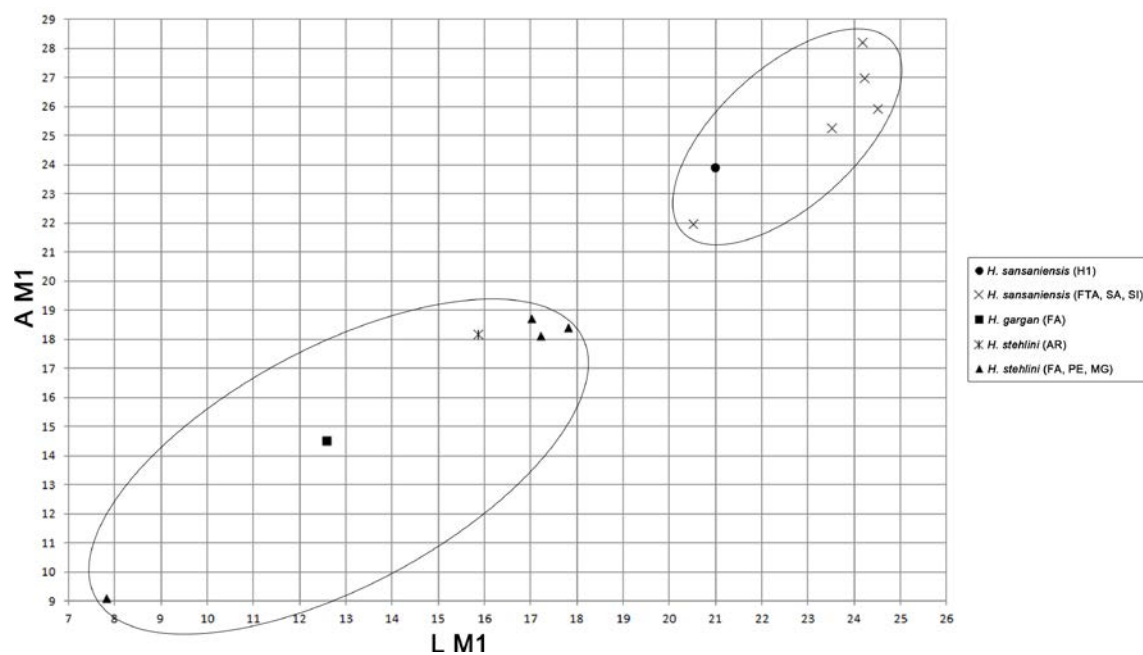


Fig. 28. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de Henares 1. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **BE**, Bézian; **FA**, Faluns d' Anjou; **FTA**, Faluns de Touraine y d'Anjou; **H1**, Henares 1; **MG**, Montréal du Gers; **PE**, Pellecahus; **SA**, Sansan; **SI**, Simorre; **T**, Tavers. Medidas empleadas en la Tabla S5 (ver material suplementario).

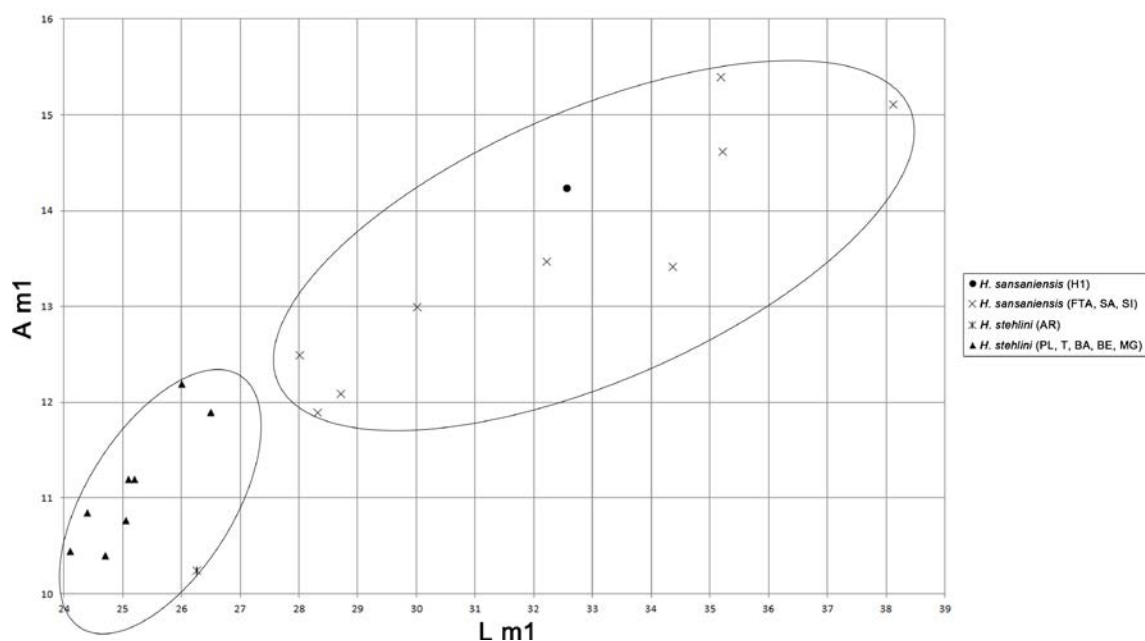


Fig. 29. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Henares 1. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **BA**, Baigneaux; **BE**, Bézian; **FTA**, Faluns de Touraine y d'Anjou; **H1**, Henares 1; **MG**, Montréal du Gers; **PL**, Pontlevoy; **SA**, Sansan; **SI**, Simorre; **T**, Tavers. Medidas empleadas en la Tabla S6 (ver material suplementario).

Género *Plithocyon* Ginsburg, 1955

Plithocyon conquense Ginsburg y Morales, 1998

Yacimiento: La Retama, Cuenca

Edad: MN5 (zona local Db, Aragoniense medio, Mioceno medio)

Asignación previa: los especímenes MNCN 73196 (RET 657=RET 631), MNCN 73198 (RET 79) y MNCN 73197 (RET 356) fueron atribuidos a *Plithocyon conquense* por Ginsburg y Morales (1998, Pág. 75). De estos ejemplares, MNCN 73196 (RET 657) fue elegido como el holotipo de este taxón.

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: MNCN 73200: hemimandíbula derecha. Individuo adulto. Consta de c y p2-m3; MNCN 73196 (RET 657=RET 631): fragmento de hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de fragmento de c-p3 y m1-m2. **Dentición superior aislada:** **M2:** MNCN 73197 (RET 356) (dcho.). **Dentición inferior aislada:** **m1:** MNCN 73198 (RET 79) (izdo.). Medidas realizadas en la Tabla 5.

Descripción

Hemimandíbula (MNCN 73200) (Fig. 30.1): la rama horizontal tiene un perfil lateral curvado, es baja y su altura aumenta hacia la región caudal. A partir del m2, la región caudal está fracturada y desplazada lingualmente, con respecto a la mesial. Su extremo ventral es convexo. El mentón está muy poco marcado. En la zona laterorostral se observan dos forámenes mentonianos, uno pequeño a la altura del extremo distal de p3 y otro un poco más grande situado bajo el extremo mesial de p2. En el lado medial, la sínfisis es muy rugosa y se prolonga caudalmente hasta el p2. En la región laterocaudal destaca una pequeña fosa premasetéica, con su mayor desarrollo a la altura del m3, y extendida rostralmente hasta el m1. El borde ventral que rodea a esta fosa es fino y a lo largo de su lado medial destaca una zona de inserción grande y ovalada para el músculo *digastricus*. La extensión rostral de esta inserción se desconoce. Sobre la fosa premasetéica se conserva el extremo más rostral de la cresta que la separa de la fosa masetéica, donde inserta el músculo *zygomaticomandibularis*. El proceso angular tiene un pequeño garfio dorsal y a lo largo de su borde ventral se observa una cresta importante, en la que insertan los músculos *masseter*. En su lado medial destaca una pequeña zona de inserción en forma de lágrima, para el músculo *pterygoideus medialis*. Todo lo que se conserva de la rama ascendente está muy deformado y el proceso articular está bastante desplazado rostralmente, con respecto al proceso angular.

El c es un diente esbelto, de sección ovalada y recurvado distalmente. Su ápice presenta una faceta de desgaste grande e inclinada distalmente, que se prolonga por toda su ladera distal y parte de la labial, hasta comunicarse con la faceta generada por el canino superior. El esmalte es liso, y en el extremo mesolingual destaca una carena bastante marcada, que se curva en sentido distal.

La presencia del p1 no está clara en este ejemplar. El p2 y el p3 son dientes alargados y elípticos, según el eje mesodistal, y entre ellos hay un pequeño diastema. El p3 es más grande que el p2. En ambos premolares la cara labial es abombada, mientras que la lingual es más aplanada y tiene un cóngulo bien definido. Este genera una protuberancia suave hacia la región distal. Sus extremos distolabiales es la parte peor conservada. De sus ápices descienden una crístida mesolingual y en p2 se conserva parte de otra distal.

El p4 es más grande que los otros dos premolares anteriores y no hay diastema entre este el p3. También está alargado mesodistalmente, pero su contorno es más triangular. La cara labial es abombada, mientras que la lingual es más aplanada y tiene un cóngulo bien definido. La protuberancia distal generada por el cóngulo es mucho mayor que en los premolares anteriores. El ápice de la cúspide principal tiene una faceta de desgaste inclinada distalmente. De esta cúspide descienden una crístida mesial, otra distal y una tercera distolingual, que culmina en la protuberancia del cóngulo. De estas tres crístidas, la mesial es la más deteriorada. En la ladera distal destaca una cúspide accesoria.

El m1 es un diente alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El extremo mesial es estrecho y redondeado, mientras que la región distal es mucho más amplia y su extremo está ligeramente inclinado en sentido distal. En este último se observa una faceta grande y ovalada para el m2. El protocónido tiene una faceta de desgaste grande e inclinada distolabialmente,

que afecta a toda su ladera mesial y distal. Esta cúspide está separada del paracónido y del metacónido por dos hendiduras. El ápice del paracónido también presenta una faceta de desgaste bastante grande e inclinada en sentido distolabial. Su extremo mesial se inclina distalmente. En vista oclusal, el paracónido gira en sentido lingual, formando un recorrido sigmoidal con las cúspides del trigónido y la lingual del talónido. El metacónido está bastante desarrollado y se sitúa en posición distal, con respecto al protocónido. El ápice del metacónido está desgastado y su faceta se inclina en sentido distolabial. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=18,18$ mm y $L_{tal}=10,5$ mm). En el lado labial del talónido destaca una faceta de desgaste grande, inclinada distolabialmente. Su crístida mesial culmina en la ladera distal del protocónido, mientras que la crístida distal se une con la crístida lingual del talónido, cerrando distalmente a la cuenca. La cuenca del talónido se inclina en sentido distal. La muralla lingual del talónido es alta y sobre ella hay una cúspide alta. La zona labial, entre el protocónido y el inicio del talónido, también está deteriorada.

El m2 es un diente alargado y elíptico, según el eje mesodistal. En el borde mesial hay una faceta grande y ovalada para el talónido del m1, mientras que en el extremo distal se observa una faceta similar, pero más pequeña, para el m3. El lado labial está más tendido que el lingual y en su parte mesial hay un cíngulo bien definido. El protocónido y metacónido están muy desgastados. La faceta de desgaste del protocónido se inclina mesolabialmente y el desgaste se extiende por su ladera mesial. La faceta de desgaste del metacónido es mucho más pequeña y está inclinada en sentido distolingual. Ambas cúspides contactan en una pequeña hendidura central, dividiendo al diente en dos cuencas someras. En el extremo mesolingual de la crístida que rodea a la cuenca del trigónido, se observa un paracónido bastante deteriorado. En el talónido sólo se observa un hipocónido, donde su crístida distal es lo que mejor se conserva.

El m3 es mucho más pequeño que los dos molares anteriores y su contorno es triangular, debido al estrechamiento de la corona hacia la región distal. El extremo mesial y el lado labial son las zonas más deterioradas. El lado labial está más tendido que el lingual y este último conserva mejor el esmalte. El metacónido se conserva mejor que el protocónido y es bastante voluminoso. La crístida labial del metacónido y la lingual del protocónido quedan enfrentadas, dividiendo al diente en dos cuencas someras. Entre las dos cúspides hay una faceta de desgaste importante e inclinada mesialmente, que se va haciendo más grande hacia el protocónido. En el lado labial del talónido hay un hipocónido pequeño, pero más desarrollado que la cúspide del lado lingual. Ambas están unidas por una crístida que cierra distalmente a la cuenca.

Fragmento de hemimandíbula (MNCN 73196) (Fig. 30.2): la rama horizontal tiene un perfil lateral curvado, es baja y su altura aumenta hacia la región caudal. En vista lateral, destaca parte de la fosa premasetérica, que se extiende rostralmente hasta el m1. En la zona rostral hay dos forámenes mentonianos, uno pequeño a la altura del extremo distal del p3 y otro más grande bajo el p2. El mentón está ligeramente más marcado que en MNCN 73200 y en su borde mesial hay un foramen grande. El borde inferior de la hemimandíbula es convexo en vista ventral y presenta un resalte importante de la sínfisis mandibular, a la altura del p2. En

vista medial, la sínfisis tiene una superficie de articulación muy rugosa, prolongada caudalmente hasta el p2. En vista oclusal, la serie dental describe un recorrido sigmoidal.

La corona del c está muy desgastada y su faceta de desgaste, es grande y está inclinada en sentido distolabial. Este diente está separado del p1 por un diastema amplio. Los tres primeros premolares son alargados y elípticos mesodistalmente, y están separados por diastemas pequeños. El tamaño aumenta hacia el p3 y la cúspide principal también va ocupando una posición más central, hacia este diente. El lado labial es abombado, mientras que el lingual es más aplanado y presenta un cóngulo bastante desarrollado, especialmente hacia el extremo distal. El p1 tiene la ladera y su extremo distal muy deteriorados, y de su ápice desciende una crístida mesial y parte de otra distal. El p2 tiene el extremo distolingual deteriorado y su ápice tiene una faceta de desgaste pequeña, inclinada en sentido distolabial. De este último desciende una crístida mesial mejor conservada que la distal. En el p3, la zona mesial es la que peor se conserva. Sus crístidas mesial y distal también están algo deterioradas y en su ladera distal carece de cúspide accesorio. El p1 inserta con una raíz, mientras que el p2 y el p3 lo hacen con una raíz mesial y otra distal. Del p4 sólo se conserva la raíz distal y parte de la corona.

El m1 es un diente alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El extremo mesial es estrecho y redondeado, mientras que la zona del talónido es mucho más amplia. En el lado distolabial destaca un cóngulo bien definido y muy poco proyectado distalmente. El protocónido tiene una faceta de desgaste importante, inclinada en sentido distolabial. El desgaste se extiende por sus laderas mesial y distal, y continúa por el lado labial del talónido. En este último la gran faceta se inclina en sentido mesolabial. El protocónido está separado del paracónido por una hendidura más grande, que la que le separa del metacónido. El paracónido también presenta una faceta de desgaste grande, pero inclinada distolabialmente. Su lado mesial se inclina distalmente. En vista oclusal, esta cúspide está ligeramente girada hacia el lado lingual, describiendo un recorrido sigmoidal con las cúspides del trigónido y las linguales del talónido. El metacónido está bastante desarrollado y ocupa una posición distal, con respecto al protocónido. El ápice del metacónido muestra una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido distolabial. En su ladera distal se observa una crístida importante, que se prolonga hasta el entocónido. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=16,64$ mm y $L_{tal}=9,77$ mm). La muralla lingual del talónido es alta y en ella destacan dos cúspides altas, donde la mesial (entocónido) es más alta y más grande que la distal (entoconúlido). En el lado labial de estas dos cúspides hay una faceta de desgaste grande. La cuenca del talónido es somera, se inclina distalmente y su extremo distal está cerrado por una crístida. En el lado labial, entre el protocónido y el inicio del talónido, se observa una constricción importante.

El m2 es un diente alargado y elíptico, según el eje mesodistal. La cara labial está más tendida que la lingual y el extremo distal está muy deteriorado. El protocónido y metacónido están muy desgastados. La faceta de desgaste del protocónido es mucho más grande que la del metacónido y ambas están inclinadas mesolabialmente. Entre ambos hay una faceta de desgaste oblicua, que divide al diente en dos cuencas someras. En el lado mesolingual de la cuenca del trigónido se observa un paracónido muy reducido.

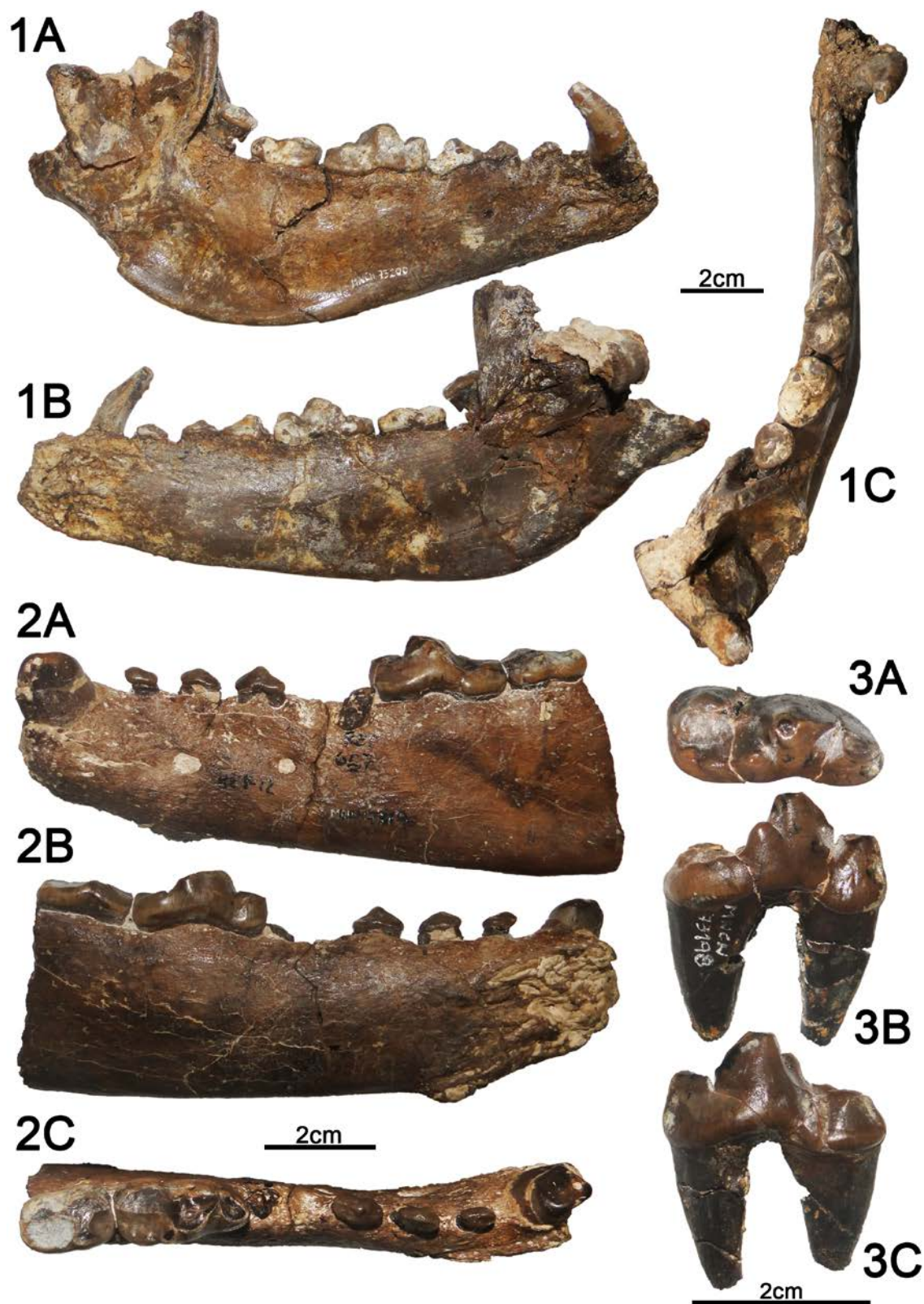


Fig. 30. Restos fósiles de *Plithocyon conquense* de La Retama (Cuenca). 1, MNCN 73200, hemimandíbula derecha: 1A, vista labial; 1B, vista lingual; 1C, vista oclusal. 2, MNCN 73196, fragmento de hemimandíbula izquierda: 2A, vista labial; 2B, vista lingual; 2C, vista oclusal. 3, MNCN 73198, m1 izquierdo: 3A, vista oclusal; 3B, vista lingual; 3C, vista labial.

En el lado labial del talónido destaca una faceta de desgaste importante, inclinada en sentido mesolabial. La cuenca del talónido está mucho peor conservada que la del trigónido y está cerrada distalmente por una pequeña porción de crístida. El lado lingual del talónido también se conserva mal. La muralla lingual del talónido es alta.

Dentición superior aislada:

M2 (MNCN 73197) (Fig. 31): es subrectangular y con una forma arriñonada. Los lados mesial y distal son las zonas más deterioradas. En el lado labial destaca un cíngulo muy desarrollado, que rodea a un paracono mucho más grande y más alto que el metacono. Ambas cúspides son cónicas, están separadas por una hendidura central y el metacono está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono. Esto genera una inclinación fuerte y en sentido distal, del lado labial. De sus ápices descienden un par de cristas, dos de ellas se enfrentan en la hendidura central y las otras dos se unen con el cíngulo labial. La crista mesial del paracono se bifurca en dos pequeñas ramas al contactar con el cíngulo. El cíngulo labial se conserva mal en el lado distal del metacono. El ápice del paracono está más deteriorado que el del metacono. En la crista media hay un protocono moderadamente alto y grácil, y un metacónulo bastante alto y robusto. El protocono es más grande que el metacónulo. La preprotocrista describe un arco grande en su recorrido hacia el extremo mesolabial del diente. La postmetaconulocrista es mucho más corta y se une prácticamente perpendicular al extremo distal. En el extremo mesolingual destaca un cíngulo muy engrosado, que va ganando importancia hacia la región distal. A lo largo de este cíngulo se observan varias crenulaciones pequeñas en la parte mesial y otras tres mucho más grandes en la región distal. Bajo la corona, las raíces labiales están peor conservadas que la lingual, la cual, es bastante grande.



Fig. 31. Dentición superior aislada de *Plithocyon conquense* de La Retama (Cuenca). MNCN 73197, M2 derecho: **A**, vista oclusal; **B**, vista lingual.

Dentición inferior aislada:

m1 (MNCN 73198) (Fig. 30.3): es alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El extremo mesial es estrecho y redondeado, mientras que la zona del talónido es mucho más ancha y su extremo distal, está ligeramente inclinado en sentido distal. En este punto destaca una faceta articular grande y ovalada, para el m2. En la zona distolabial hay un cóngulo bien definido, que está muy poco proyectado distalmente. El protocónido es la cúspide más grande, seguida del paracónido y el metacónido. El ápice del protocónido muestra una faceta pequeña de desgaste, inclinada en sentido distolingual. De éste descienden una crístida mesial y otra distal mejor conservada. Esta última culmina en la hendidura pequeña, situada entre el protocónido y el metacónido. El protocónido está separado del paracónido por otra hendidura mucho más deteriorada. El paracónido tiene una faceta de desgaste muy grande, que se extiende por su ladera distal e inclinándose en sentido distolingual. Su ladera mesial se inclina distalmente y en ella el esmalte está muy deteriorado. En su lado labial también se observa una faceta de desgaste grande, pero más tenue. En vista oclusal, el paracónido se gira ligeramente hacia el lado lingual, formando un recorrido sigmoidal con el resto de cúspides del trigónido y las cúspides linguales del talónido. El metacónido está bastante desarrollado y se sitúa prácticamente por detrás del protocónido. El lado mesial del metacónido está mal conservado y en la base de su ladera distal hay una crístida, que continúa por el lado lingual del talónido. El diente está fracturado por dos sitios, entre el paracónido y el protocónido, y a partir del inicio del talónido. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=16,72$ mm y $L_{tal}=11,22$ mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido muy fracturado y su ápice muestra una pequeña faceta de desgaste inclinada distolabialmente. Su crístida mesial se interrumpe por toda la fracturación del lado mesolabial del talónido. La crístida distal del hipocónido cierra a la cuenca somera del talónido, al unirse con la crístida lingual. La muralla lingual del talónido es alta y sobre ella se observan dos cúspides altas, donde la mesial (entocónido) es más grande que la distal (entoconúlido). Esta última presenta una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido distolingual. La cuenca del talónido se inclina en sentido distal. Bajo la corona se conservan bien una raíz mesial y otra distal.

Especímenes	M2	c	p1	p2	p3	p4	m1	m2	m3
MNCN 73200 (d)		14,15 x 8,11 (n = > 21,52)		7,65 x 3,97	9,51 x 4,63	14,12 x 7,42	25,76* x 11,11	17,01 x 11,17	11,03* x 9,09
MNCN 73196 (i)			6,16 x 3,76	7,72 x 4,20	9,52 x 5,12		23,83 x 12,20	16,08* x 11,54	
MNCN 73197 (d)	13,38 x 18,49								
MNCN 73198 (i)							25,11* x 11,48		

Especímenes	Hmdp2	Hmdp4	Hmdm1	Hmdm2	Hmdm3
MNCN 73200	26,68	31,3	34,23	39,02*	45,26*
MNCN 73196	27,35	28,95*	33,71	36,98	

Tabla 5. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior e inferior, y de las hemimandíbulas de Hemicyonidae del yacimiento de La Retama. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **h**, altura; **i**, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

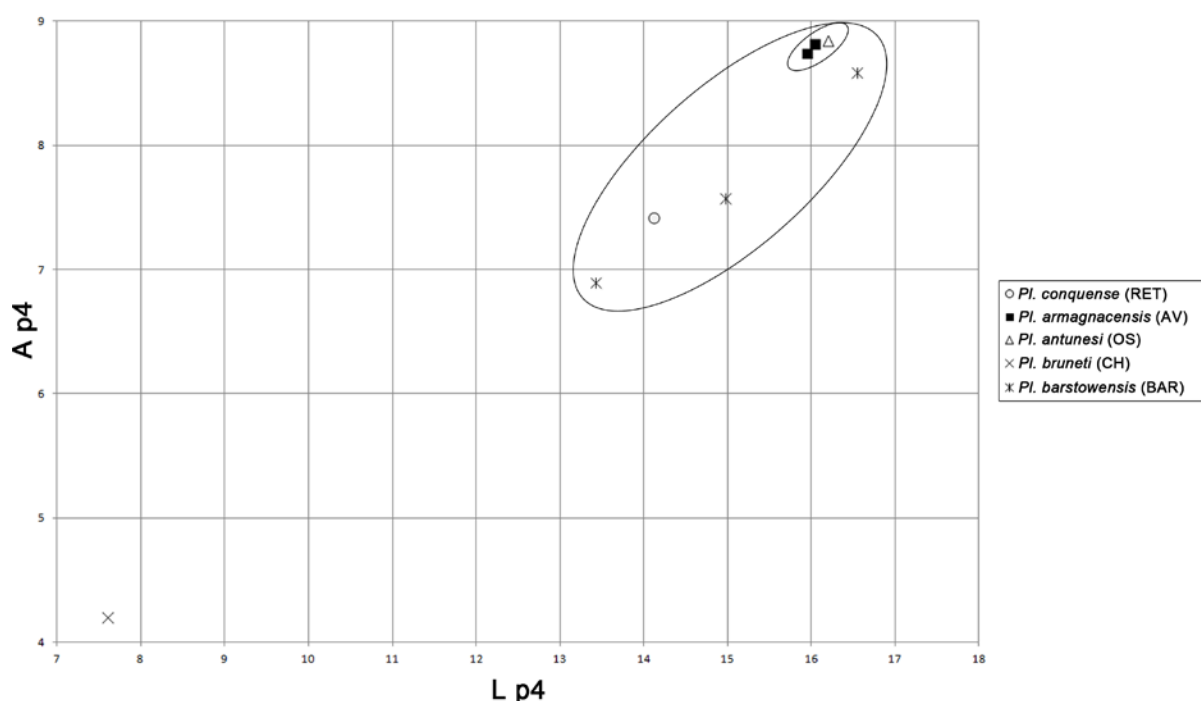
Discusión

La presencia de una fosa premasetérica y el escaso desarrollo del metacónido de m1 en MNCN 73200, MNCN 73196 y MNCN 73198, junto con la superficie oclusal alargada y significativamente estrecha de MNCN 73197, permiten relacionarlos con hemiciónidos. La dentición inferior y las hemimandíbulas estudiadas difieren de *Phoberocyon* en: la fosa premasetérica se extiende rostralmente hasta el m1; los premolares carecen de cúspide distal accesoria; el p4 presenta una crístida distolingual; la muralla lingual del talónido de m1 es más alta; las cúspides linguales del talónido de m1 también son altas, pero la mesial es más alta y más grande que la distal; la cuenca del talónido se inclina en sentido distal; y el paracónido de m2 está más reducido. La cúspide distal accesoria que muestra el p4 de MNCN 73200 seguramente se trata de un carácter vestigial, al igual que en el holotipo de *Hemicyon stehlini* de Pontlevoy (MN5) (Stehlin y Helbing, 1925, Fig. 7a, b, c; Hürzeler, 1944, Figs. 10-12), ya que en ambos casos está mucho menos desarrollada que en *Phoberocyon*.

Por otro lado, recuerdan bastante al holotipo de *Plithocyon armagnacensis* de Sansan (MN6) (MNHN.F.Sa 244-246) (Filhol, 1891, Pl. VII y IX; Ginsburg, 1961, Pl. VI) por: la fosa premasetérica se extiende rostralmente hasta el m1; los premolares inferiores carecen de cúspide distal accesoria; el metacónido de m1 está bastante desarrollado y situado en posición distal; la muralla lingual del talónido de m1 es alta; las cúspides linguales del talónido de m1 son altas, y la cúspide mesial es más alta y más grande que la distal; la cuenca del talónido de m1 se inclina en sentido distal; el paracónido de m2 es reducido; y la muralla lingual del talónido de m2 es alta. La constricción labial del m1 de MNCN 73196 es mucho más importante que en *Pl. armagnacensis*. El holotipo de *Pl. armagnacensis* carece de p4, pero el contorno triangular y la crístida distolingual del premolar de MNCN 73200, también se observa en las hemimandíbulas de *Plithocyon* de Arroyo de Val (MN6) (MNCN 73141 y MNCN 73142) y de Olival da Suzana (MN5, Vb). La talla de MNCN 73200, MNCN 73196 y MNCN 73198 es intermedia entre *Pl. bruneti* (MN3) y *Pl. armagnacensis* (Fig. 32), tal y como comentaron Ginsburg y Morales (1998) en la diagnosis de *Pl. conquense*. Sin embargo, hay que destacar su proximidad con la de los ejemplares de *Pl. barstowensis* (Frick, 1926) de Barstow (California) [Primera división del Barstoviense [Ba1 (16-15 M.a.)=MN5, intervalo Da-Dc aproximadamente), Tedford et al., 2004; Hilgen et al., 2012] (Fig. 32).

Pl. barstowensis recuerda a los tres ejemplares de La Retama en: la fosa premasetérica se extiende rostralmente hasta el m1; los premolares inferiores carecen de cúspide distal accesoria; el p4 es triangular, su lado distal puede tener una cúspide distal accesoria muy reducida o vestigial, y presenta una crístida distolingual; el m1 tiene un metacónido bastante desarrollado y en posición distal; la cuenca del talónido de m1 se inclina en sentido distal; las cúspides linguales del talónido de m1 son altas y cuando hay dos, la cúspide mesial es más grande y más alta; la muralla lingual del talónido de m1 es alta; el m2 tiene un paracónido reducido y la muralla lingual del talónido es alta. En *Pl. barstowensis*, la constricción labial entre el protocónido y el inicio del talónido del m1 es mucho más débil que en MNCN 73196. Pero el lado labial del m1 de MNCN 73200 y MNCN 73198 está muy deteriorado, por lo que se desconoce si este carácter es constante en La Retama.

MNCN 73197 difiere de *Phoberocyon* por tener un protocono y un metacónulo más altos, y un metacónulo más robusto. La altura del protocono se asemeja a la del holotipo de *Pl. armagnacensis*, pero es mucho más grácil que en este y que en el M2 de *Pl. antunesi* de Quinta da Farinheira. El metacónulo también es robusto como en el holotipo de Sansan, pero en el ejemplar de Portugal la rama distal de la crista media es grácil. La talla del diente estudiado es mucho menor que la de estos dos taxones, pero de nuevo se incluye dentro del rango de variación de *Pl. barstowensis* (Fig. 33). Como en el molar estudiado, el M2 de *Pl. barstowensis* tiene un protocono moderadamente alto y grácil, y el metacónulo es bastante alto y robusto. Sin embargo, la falta del P4 y del M1, unido a la poca información que proporcionan los molares inferiores en La Retama, se ha mantenido la atribución de *Plithocyon conquense* para MNCN 73196, MNCN 73197 y MNCN 73198 y el nuevo ejemplar estudiado MNCN 73200, también se ha considerado como esta especie.



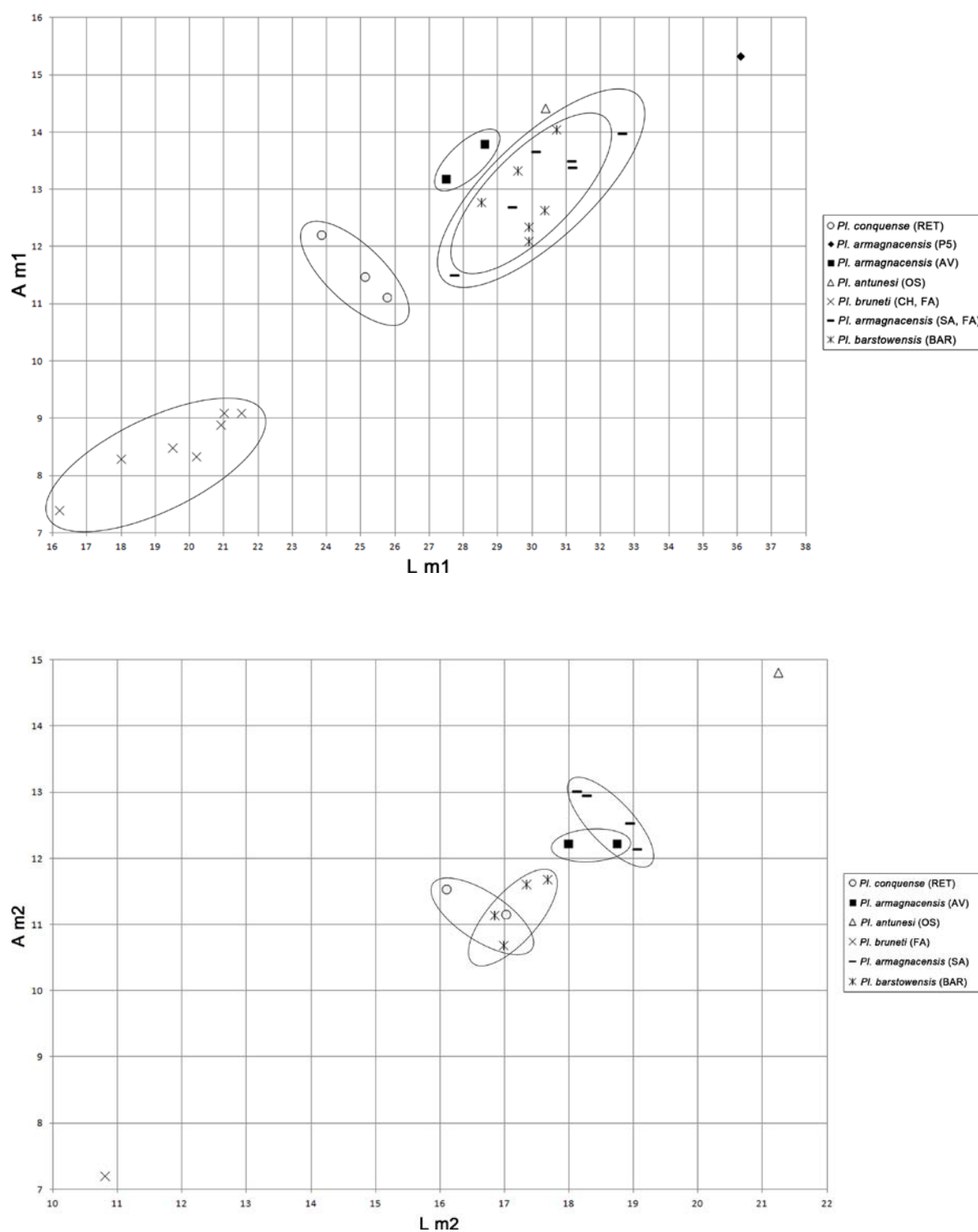


Fig. 32. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de La Retama. Abreviaturas: **AV**, Arroyo del Val; **BAR**, Barstow; **CH**, Chitenay; **FA**, Faluns d'Anjou; **OS**, Olival da Suzana; **P5**, Paracuellos 5; **RET**, La Retama; **SA**, Sansan. Medidas empleadas en la Tabla S7 (ver material suplementario).

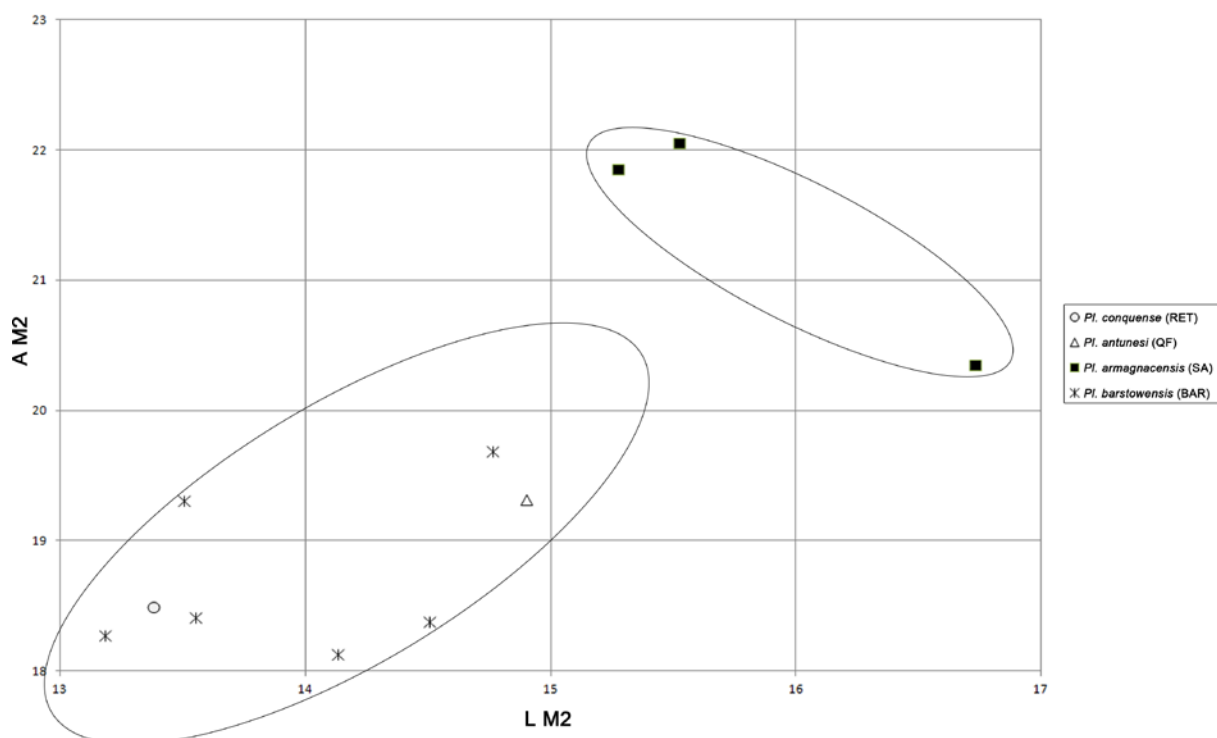


Fig. 33. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de La Retama. Abreviaturas: **BAR**, Barstow; **QF**, Quinta da Farinheira; **RET**, La Retama; **SA**, Sansan. Medidas empleadas en la Tabla S8 (ver material suplementario).

Género *Dinocyon* Jourdan, 1861

Dinocyon aff. *mayorali* (Astibia, Morales y Ginsburg, 2000)

Yacimientos: Puente de Vallecas y Carpetana

Yacimiento: Puente de Vallecas

Edad: MN5 (zona local E, Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición inferior aislada: m2: Rotondo 3690 (dcho.). Medidas (en mm): m2=23,83 x 15,52

Descripción

m2 (Rotondo 3690) (Fig. 34): diente de contorno oclusal elíptico y alargado mesodistalmente. El lado labial está mucho más tendido que el lingual y el esmalte en ambos lados está muy deteriorado, salvo en los extremos mesolingual y distolabial. El extremo distolabial está bastante proyectado en sentido distal, generando una oblicuidad importante del lado distolingual, el cual, está también poco desarrollado. El protocónido es más alto que el

metacónido y este último está un poco desplazado distalmente. La crístida lingual del protocónido y la labial del metacónido se enfrentan en una marcada hendidura central. En la parte mesolingual de la crístida que rodea a la cuenca profunda del trigónido, se observa un paracónido moderadamente desarrollado. Esta cúspide está acompañada de otra mesial mucho más pequeña. El trigónido está en un nivel ligeramente más superior que el del talónido. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido alto y situado en posición distal. La muralla lingual del talónido es baja y en ella se observa una cúspide grande, más baja que el hipocónido y bastante deteriorada. La cuenca del talónido es somera, se inclina en sentido mesial y está cerrada distalmente por una crístida que une el hipocónido con la cúspide lingual. Bajo la corona se conserva una raíz mesial bastante alta.

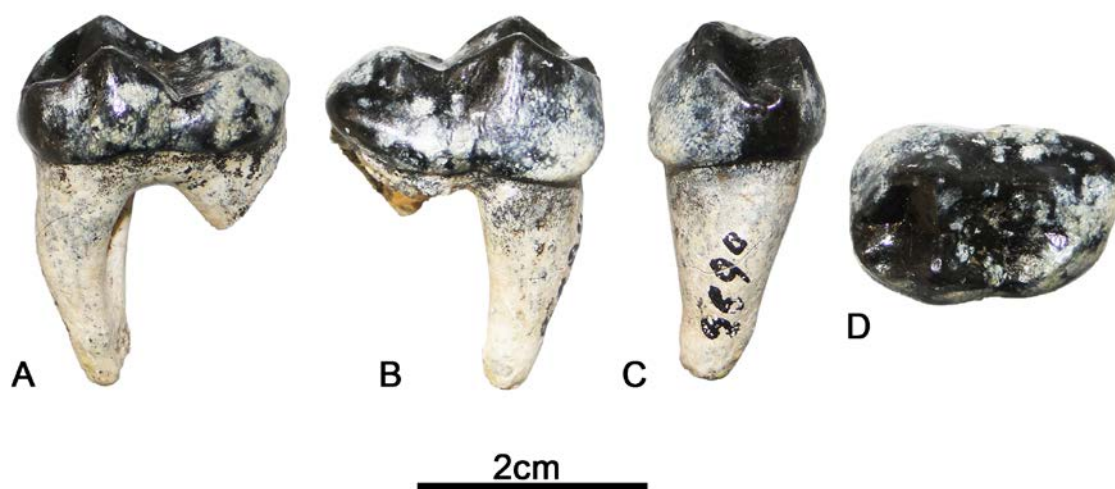


Fig. 34. Dentición inferior aislada de *Dinocyon* aff. *mayoralii* de Puente de Vallecas (Madrid). Rotondo 3690, m2 derecho: A, vista lingual; B, vista labial; C, mesial; D, vista oclusal.

Yacimiento: Carpetana, Madrid

Edad: MN6 (zona local F, Aragoniense superior, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: CRP 08/17/6145A: cráneo incompleto, en un fragmento rostral (maxilar y premaxilar) y un basicráneo. Las hemimandíbulas CRP 08/17/5795 y CRP 08/17/5796A pertenecen a este individuo. Individuo adulto. El fragmento rostral consta de I1, I2, C, P4 y M2 en el lado dcho.; I1, I3, C, P2, P4-M2 en el lado izdo. CRP 08/17/5795: hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de ¿i3?, c y p4-m2. CRP 08/17/5796A: hemimandíbula derecha. Individuo adulto. Consta de c, p1-p3 y m1-m2. CRP 08/17/10354: fragmento de maxilar izquierdo. Individuo adulto. Consta de P4-M2. Las hemimandíbulas CRP 08/17/10220 y CRP 08/17/10221 pertenecen a este individuo. CRP 08/17/10220: hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de p1-p2, fragmento de p3, p4-m2. CRP 08/17/10221: fragmento de hemimandíbula derecha. Individuo adulto. Consta de p3-m1. **Dentición superior aislada: M1 y M2:** CRP 08/17/237a,b (izdos.). Estos dos dientes tienen un estado de conservación y una talla

similar, por lo que se han considerado de un mismo individuo; **M2**: CRP 08/17/1721 (dcho.). Medidas realizadas en la Tabla 6.

Descripción

Cráneo (CRP 08/17/6145A) (Figs. 35 y 36): la fórmula dentaria es I3/3 C1/1 P4/4 M2/3. El cráneo está constuido por dos fragmentos que corresponden al maxilar y al basicráneo. El maxilar está muy deformado y fracturado, especialmente en su parte dorsal. En ésta aún se observa un gran orificio nasal, seguido de unos huesos nasales en los que se desconoce sus límites caudales. La dentición presenta un estado de conservación diferente a un lado y a otro del maxilar, lo que podría deberse a un problema de oclusión con la dentición inferior.

En vista ventral, destaca un recorrido sigmoidal de la dentición, con una zona más localizada medialmente en P1-P3, mientras que los caninos y sobre todo P4-M2 están ubicados hacia la parte lateral. Los caninos se sitúan lejos del P4, lo que indica que el hocico es alargado. Junto al canino derecho, se conserva la fisura palatina. La fisura del lado opuesto, ha desaparecido debido al desplazamiento del I3 por la deformación del hueso. El maxilar es muy rugoso a lo largo del P4-M2. Desde el protocono del P4 hasta el extremo mesolingual del M1, destaca un surco palatino que está atravesado por una crista media. Esta crista finaliza antes de llegar a un pequeño foramen palatino menor, situado a la altura del M1. En lado derecho del maxilar se observa mejor un foramen palatino mayor, más grande y ligeramete más rostral que el foramen palatino menor. El foramen palatino mayor se sitúa en el extremo más caudal de un segundo surco palatino más amplio y prolongado, al menos, hasta el P3. Las dos ramas caudales del hueso palatino tienen su origen a la altura del M2.

Los incisivos tienen un alto grado de desgaste, por lo que no se puede comentar nada sobre ellos, salvo el mayor tamaño del I3, seguido del I2 e I1. La corona del C derecho está mucho más desgastada que la de su homólogo izquierdo. En ambos, el esmalte es liso y no es posible observar sus carenas. Ambos son robustos y de sección ovalada, con la corona inclinada en sentido distal.

En el lado izquierdo, se conserva parte de la raíz del P1, que está separado del P2 por un pequeño diastema. El P2 es un diente alargado y ovalado, con la parte mesial mucho más ancha que la distal. El lado labial está abombado, mientras que el lingual es más aplanado y tiene un cúngulo importante. Las zonas más deterioradas de este diente son su extremo mesolingual, el ápice de la cúspide principal, la ladera distal y la zona distolingual. Posterior a este diente se observa un alveolo grande para el P3.

El P4 derecho está mucho mejor conservado que el izquierdo. Este diente es subtriangular y alargado mesodistalmente. El lado mesolabial está abombado, pero algo deteriorado. A lo largo del lado labial y en el extremo mesolingual del paracono hay un cúngulo bien definido. No hay parastilo. El paracono presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolingual Este desgaste se extiende por toda la región distal del diente. Entre esta y el paracono hay una hendidura profunda, que se observa bien en el lado labial. La ladera mesial del paracono está muy deteriorada. El protocono también está mal conservado y

pese a estar un poco desplazado del resto del diente, ocupa una posición media con respecto al paracono.

El M1 es subrectangular y la longitud labial supera a la lingual. El lado labial está muy mal conservado, especialmente en su zona distal. El paracono, metacono y la crista media están muy desgastados, y no es posible comentar nada sobre ellos. El extremo mesolingual del diente está moderadamente desarrollado. A lo largo del lado lingual destaca un cóngulo importante que se engrosa hacia la región distal. En este punto se observa una faceta de desgaste grande. Los lados mesial y distal están deteriorados.

Los M2 son subrectangulares y el contorno es arriñonado. Su talla es similar a la del M1. En el lado labial destaca un cóngulo bien definido que rodea al paracono y al metacono. El lado mesial del paracono se conserva mucho peor que el lado distal del metacono. Ambas cúspides presentan unas facetas de desgaste importantes. La faceta del paracono se inclina en sentido mesolingual y la del metacono lo hace en sentido distolingual. El desgaste que afecta al metacono se extiende por la parte distal y media de la crista media, y el lado distal del diente. El metacono es más pequeño que el paracono y está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono. Esto genera una fuerte inclinación del lado labial en sentido distal. El lado lingual está muy mal conservado.

En el basicráneo destaca una cresta sagital bastante alta, aunque está fracturada y desplazada. Las crestas nucas están muy proyectadas lateralmente. En el punto donde confluyen las crestas nucas, la cresta sagital y la cresta occipital se observa una protuberancia occipital bastante proyectada caudalmente. En vista caudal, la cresta occipital está muy desarrollada y desciende hacia un forámen magnum muy deformado. Este foramen se sitúa entre dos cóndilos occipitales ovalados y alargados lateralmente.

En vista ventral, los extremos caudales de los huesos pterigoideos, muestran una importante deformación y en el izquierdo, aún se conserva gran parte del canal aliesfenoides. Los procesos postglenoideos están muy deteriorados como para saber su extensión lateral. El proceso postglenoideo derecho está muy recurvado en sentido rostral, debido a su deformación, envolviendo a una fosa glenoidea amplia y somera. A base del extremo caudal de estos procesos y en el extremo medial de ambas fosas glenoideas, se encuentran respectivamente unos forámenes postglenoideos y ovals grandes y profundos.

Las bulas timpánicas se encuentran muy próximas a los procesos postglenoideos y su contorno es triangular, con un mayor hinchamiento hacia su extremo medial. En los extremos rostrales de ambas bulas se observan los procesos musculares, pero sólo en el lado derecho se ha conservado parte de los forámenes lacerum anterior y medio. En el extremo caudal de las bulas, destacan unos forámenes estilomastoideos bastante grandes. Los meatos auditivos externos son largos y quedan flanqueados caudalmente por unos procesos mastoideos bastante grandes e inclinados en sentido rostral; sus extremos dorsales están en contacto con la cresta del hueso temporal. Entre el cóndilo occipital y el proceso paraoccipital derechos, se conserva la fosa condilar ventral y un pequeño foramen condilar. Este proceso paraoccipital es bastante grande, y pese a que está ligeramente desplazado, seguramente estaría inclinado en sentido caudal.

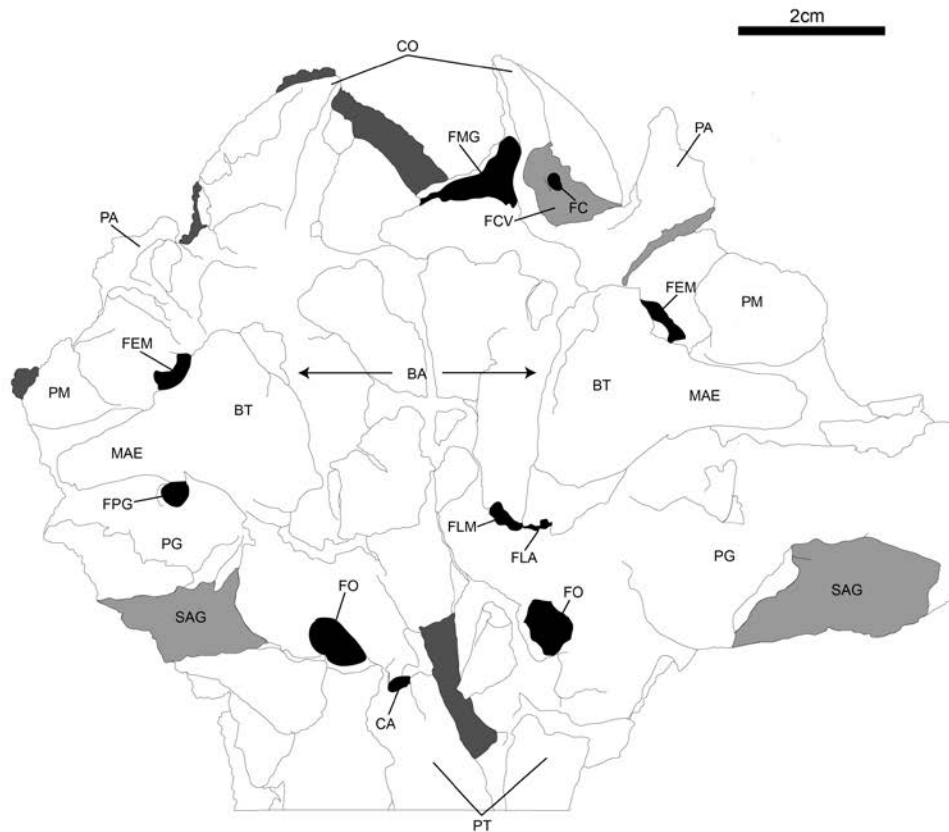


Fig. 35. Elementos anatómicos reconocidos en el basicráneo de CRP 08/17/6145A, vista ventral. **Abreviaturas:** BA, basioccipital; BT, bula timpánica; CA, canal aliesfenoides; CO, cóndilo occipital; FC, foramen condilar; FCM, fosa condilar ventral; FEM, foramen estilomastoideo; FLA, foramen lacerum anterius; FLM, foramen lacerum medius; FMG, foramen magnum; FO, foramen oval; FPG, foramen

postglenoideo; **MAE**, meato auditivo externo; **PA**, proceso paraoccipital; **PG**, proceso postglenoideo; **PM**, proceso mastoideo; **PT**, pterigoideo; **SAG**, superficie articular glenoidea.

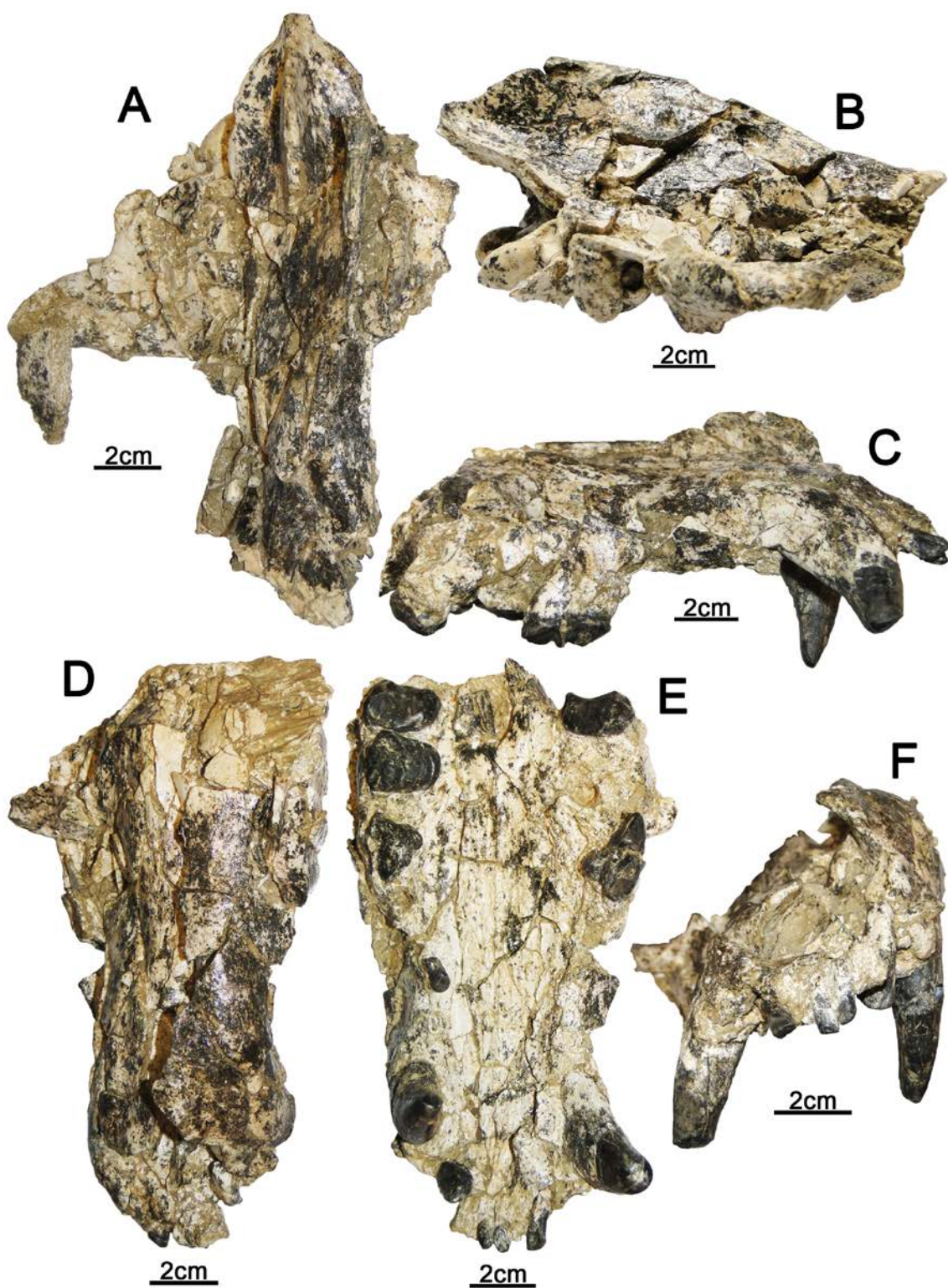


Fig. 36. CRP 08/17/6145A, fragmento rostral de cráneo y basicráneo de *Dinocyon* aff. *mayorali* de Carpetana (Madrid): **A**, vista dorsal del basicráneo; **B**, vista lateral del basicráneo; **C**, vista lateral del fragmento rostral de cráneo; **D**, vista dorsal del fragmento rostral de cráneo; **E**, vista ventral del fragmento rostral de cráneo; **F**, vista rostral del fragmento rostral de cráneo.

Hemimandíbulas [CRP 08/17/5795 (Fig. 37), CRP 08/17/5796A (Fig. 38)]: la rama horizontal de la hemimandíbula derecha está peor conservada, con multitud de fracturas y una importante deformación en la zona rostral, previa al m1. Ambos ejemplares son moderadamente robustos, la rama horizontal es baja, el perfil lateral es curvado, su altura aumenta progresivamente hacia la región caudal y su borde ventral es convexo. El mentón es pequeño, pero está bastante marcado. En la zona laterorostral de ambos ejemplares se observa un foramen mentoniano grande, que en CRP 08/17/5796A, se sitúa a la altura del p2, y otro más distal más pequeño en CRP 08/17/5795 bajo el alveolo distal del p3. En el lado medial de CRP 08/17/5795, la sínfisis mandibular es muy rugosa y se extiende caudalmente sin llegar al p3. En la región laterocaudal destaca una fosa premasetérica estrecha, que tiene su máximo desarrollo en la parte más caudal y su extremo rostral se extiende hasta el m1, aproximadamente. El borde inferior que rodea a esta fosa es fino y está muy poco proyectado lateralmente. A lo largo del lado medial de este borde, aún se intuye una zona de inserción grande y alargada, para el músculo *digastricus*, extendida hasta el extremo distal del m2, aproximadamente.

La fosa premasetérica está separada de la fosa masetérica por una marcada cresta oblicua, y en esta última fosa insertaría el músculo *zygomaticomandibularis*. Debido a la mayor invasión de la fosa premasetérica en la fosa masetérica, el eje de la cresta se prolonga rostralmente hacia el borde distal del alveolo del m3. Su extremo distal se continúa por otra cresta, que se prolonga hacia el proceso angular y en la que insertarían los músculos *masseter*. El proceso angular tiene un pequeño garfio dorsal, en cuya zona medial tiene una cresta pequeña y marcada, que limita dorsalmente una faceta ovalada para el músculo *pterygoideus medialis*. Los procesos articulares son bastante alargados lateromedialmente, su altura se reduce hacia su borde lateral y se sitúan en una posición más rostral que los procesos angulares. Ambos procesos ocupan posiciones elevadas, dándoles un aspecto muy curvado a las hemimandíbulas. Entre ellos, destaca un gran foramen mandibular. En CRP 08/17/5796A el proceso articular está desplazado, pero en CRP 08/17/5795 se sitúa por encima del nivel de la serie dental (p4-m2). La fosa masetérica ocupa la mayoría de la rama ascendente, la cual, es alta y el extremo rostral de su proceso coronoides está ligeramente inclinado en sentido caudal. Gran parte del lado medial del proceso coronoides está ocupado por una zona rugosa, en la que insertaría el músculo *temporalis profundus*.

En vista oclusal, la serie dental describe un recorrido sigmoidal. En CRP 08/17/5795, el p1 y p2 no son reconocibles, a diferencia del lado opuesto, y previo al p4 se conservan los alveolos mesial y distal del p3. Entre los premolares de CRP 08/17/5796A hay pequeños diastemas, que se van estrechando progresivamente hacia el p4. El patrón de desgaste de la dentición de ambas hemimandíbulas es similar y ocluyen perfectamente con el cáneo CRP 08/17/6145A.

El incisivo que se sitúa por delante del c, seguramente se trate de un i3, por la mayor proyección de la cúspide distal. Su lado labial es convexo, con esmalte liso y curvado en sentido lingual; el resto del diente está muy mal conservado. Los caninos son robustos y de sección ovalada. La corona está curvada en sentido distolingual y conservan zonas con esmalte liso. El canino izquierdo está más desgastado que el derecho, al contrario que en el maxilar, y sus ápices presentan una faceta de desgaste, inclinada en sentido distal, que se prolonga por todo el lado distal y mesolingual.

El p1 está totalmente desgastado y no hay ningún elemento reconocible. El p2 y el p3 son alargados y elípticos, según el eje mesodistal. El lado labial es más abombado que el lingual. En p3, se observa un cíngulo lingual bien definido que forma una pequeña protuberancia distal. La cúspide principal del p2 está un poco deteriorada, mientras que en p3 hay una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido distolingual. De sus ápices descienden una crístida mesolingual y otra distal que en p2 están mucho más deterioradas que en p3, y en este último no se observa ninguna cúspide accesoria. En ambos dientes, el extremo mesolingual está muy deteriorado y en p2 también lo está la región distal.

El p4 es más grande que los otros dos anteriores. Es alargado y elíptico mesodistalmente. La cara labial es más abombada que la lingual y en esta última, hay un cíngulo bien definido que genera una protuberancia distal importante. La zona mesial está muy deteriorada. La cúspide principal tiene una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolingual, que se prolonga por toda su ladera distal con un desgaste más tenue. De su lado mesial desciende una crístida mesolingual y carece de crístida distolingual.

El m1 es elíptico y alargado, según el eje mesodistal. El extremo mesial es estrecho y redondeado, mientras que el distal es más ancho, está bastante inclinado en sentido distal y su curvatura queda interrumpida, por una pequeña faceta ovalada para el trigónido del m2. Todas las cúspides presentan un alto grado de desgaste, con una inclinación predominante en sentido labial. En vista oclusal, aún se intuye cómo el paracónido se gira ligeramente hacia el lado lingual. En el lado mesolingual destaca una hendidura de separación entre el paracónido y el protocónido, más importante que la que hay entre el protocónido y el metacónido. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=21,79$ mm y $L_{tal}=11,8$ mm, CRP 08/17/5795; $L_{tri}=21,82$ mm y $L_{tal}=11,67$ mm, CRP 08/17/5796A). El m2 está muy mal conservado y no hay ningún elemento reconocible.

Fragmento de maxilar (CRP 08/17/10354) (Figs. 39 y 40.1): en vista medial presenta un prominente seno maxilar caudal, a la altura del P4 y M1, separado de un seno maxilar rostral por un septo interseno maxilar. En la parte dorsal del seno maxilar caudal, el canal infraorbitario se prolonga rostrocaudalmente, y en vista lateral se sitúa a la altura del extremo mesial del P4. Por encima de este canal, un canal lagrimal fino, alargado y sigmoidal, también se prolonga rostrocaudalmente. En vista lateral, se observa el inicio rostral del arco cigomático, el cual, se sitúa a la altura del M2. En vista caudal y bajo el foramen lagrimal, destaca un foramen maxilar, en cuyo interior aparecen dos forámenes grandes, uno lateral y otro en su parte inferior. En la parte más caudal del foramen maxilar se observan pequeños forámenes alveolares. El maxilar culmina en una pared ósea vertical y amplia situada sobre el M2. En su

borde inferior se conserva parte de la tuberosidad maxilar, el pterygoideo y parte de la espina nasal caudal, en segundo plano. En la parte medial de esta muralla hay un amplio foramen palatino caudal. En vista ventral, el hueso palatino se conserva desde los dos alveolos del P3 hasta una de sus ramas caudales, que tiene su origen a la altura del M2; esta rama está acompañada de una parte de la espina nasal caudal. La zona del maxilar en la que insertan los dientes es bastante rugosa. Desde el protocono del P4 hasta el M1 destaca un surco palatino, que está dividido por una crista media longitudinal, y en cuyo extremo más caudal se observa un pequeño foramen palatino menor. Paralelo a la apófisis palatina del maxilar, se observa un segundo surco palatino que carece de crista media y en cuyo extremo más caudal se observa el foramen palatino mayor.

El P4 tiene un contorno oclusal subtriangular y alargado mesodistalmente. El lado labial es más abombado que el lingual y la zona mesolabial está muy abombada. En el lado labial y lingual hay un cóngulo bien definido, pero el lingual está peor conservado. La corona está rota en las zonas mesial y mesolingual. El paracono tiene una gran faceta de desgaste inclinada en sentido distolingual, que se extiende por gran parte del lado lingual y el extremo distal de la región distal del diente. Esta última está separada del paracono por una profunda hendidura, bien observada en vista labial. El protocono está muy desgastado y ocupa una posición media, con respecto al paracono. Esta cúspide es alargada, está moderadamente proyectada lingualmente y su sentido de proyección es distal.

El M1 es subrectangular, con una mayor longitud en su lado labial. En el lado labial hay un cóngulo muy desarrollado y parcialmente conservado, que rodea al paracono y metacono. Ambas cúspides están separadas por una marcada hendidura. Al paracono le falta todo su lado mesial, y como en el metacono, hay una faceta de desgaste importante e inclinada en sentido distolingual. El desgaste del paracono se extiende de manera más tenue por su ladera distolingual y en el metacono se extiende por el cóngulo que se encuentra en su lado distal. La crista media presenta dos facetas de desgaste en su zona mesial y distal, inclinadas en sentido distolingual y con la distal más acentuada. Pese a su mala conservación, aún se intuye el arco grande que describe la rama mesial de la crista media, en su ascenso hacia la región mesolabial del diente. La parte mesial de la crista es mucho más grácil que la distal. A lo largo del lado lingual se distinguen varias facetas de desgaste. El lado mesial y el extremo mesolingual del diente se conservan mal, pero el lado distal se inclina bastante en sentido mesial y de manera continua.

El M2 es subrectangular y con un contorno arriñonado. En el lado labial destaca un cóngulo muy desarrollado que engloba al paracono y al metacono. En el lado mesial del paracono se observa una crista que se une al cóngulo. La concavidad labial situada entre ambas cúspides y la fuerte inclinación de esta zona en sentido distal, indican una migración importante del metacono hacia la parte lingual. El paracono y metacono presentan unas facetas de desgaste importantes, inclinadas en sentido distal y la del paracono además en sentido lingual. Falta una gran parte de ambas cúspides. Desde la base del metacono se prolonga una pequeña crista transversal con un cierto desgaste, y que se une a la crista media. La rama distal de la crista media está bien definida y contacta prácticamente perpendicular con el extremo distal del diente.

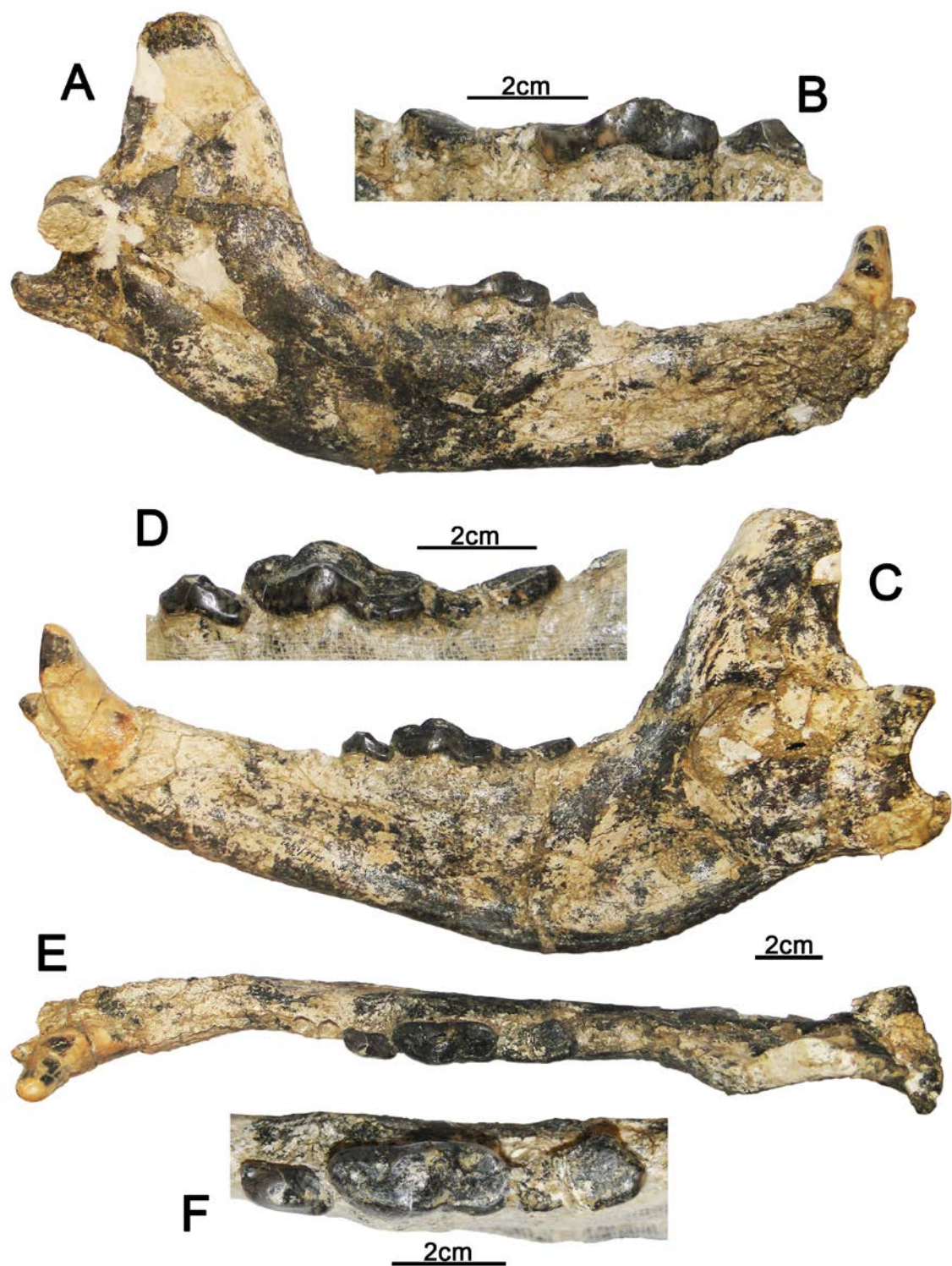


Fig. 37. CRP 08/17/5795, hemimandíbula izquierda de *Dinocyon* aff. *mayoralii* de Carpetana (Madrid): **A**, vista lingual; **B**, vista lingual en detalle de la dentición; **C**, vista labial; **D**, vista labial en detalle de la dentición; **E**, vista oclusal; **F**, vista oclusal en detalle de la dentición.

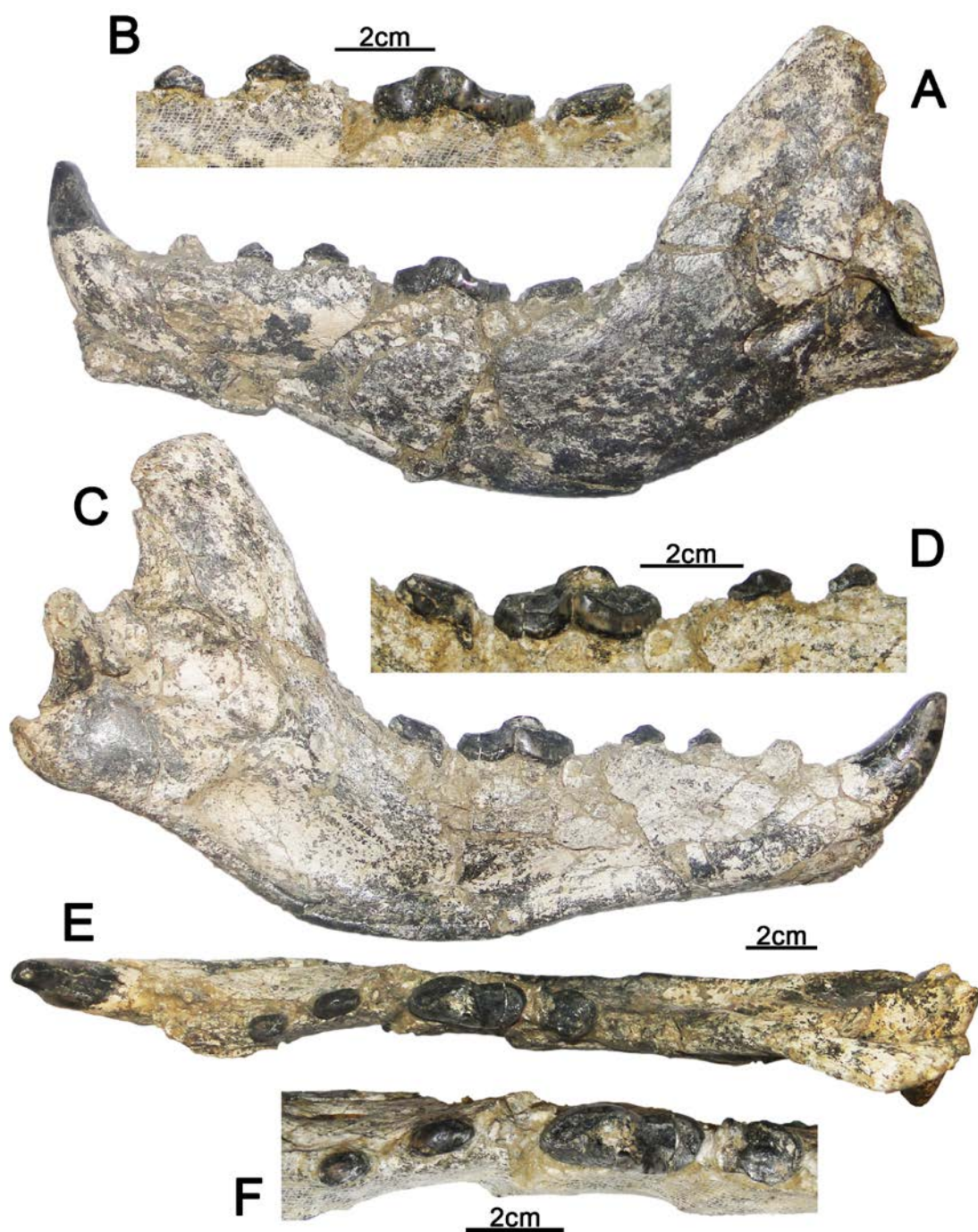


Fig. 38. CRP 08/17/5796A, hemimandíbula derecha de *Dinocyon* aff. *mayorali* de Carpetana (Madrid): **A**, vista lingual; **B**, vista lingual en detalle de la dentición; **C**, vista labial; **D**, vista labial en detalle de la dentición; **E**, vista oclusal; **F**, vista oclusal en detalle de la dentición.

La rama mesial de esta crista está más borrada por el desgaste, pero aún se observa el gran arco que forma en su ascenso hacia el lado mesolabial. En el lado lingual hay un cíngulo muy desarrollado, pero falta gran parte de su zona media.

Hemimandíbulas [CRP 08/17/10220 (Fig. 41), CRP 08/17/10221 (Fig. 42)]: las dos hemimandíbulas han perdido la rama ascendente y CRP 08/17/10220 conserva más de la región caudal de la rama horizontal. Este ejemplar ha perdido gran parte del hueso del lado labial, dejando expuestas las raíces del p3 al m1, y por el p3 la porción más rostral de la rama gira en sentido lateral. La rama horizontal es bastante más robusta y alta que la mandíbula (CRP 08/17/5795, CRP 08/17/5796A), pero su perfil lateral también es curvado y la altura aumenta progresivamente hacia el m3. El borde ventral es bastante ancho y aplanado, y el mentón está muy desarrollado. En el lado medial, la sínfisis mandibular es muy rugosa y se extiende caudalmente hasta el p2. En el lado laterorostral de CRP 08/17/10220 hay dos forámenes mentonianos, uno pequeño bajo la zona distal del p1 y un tercero, más grande a la altura del p2. En el borde rostral del mentón de ambos ejemplares se observa uno foramen pequeño. En la región caudal destaca una fosa premasetéica que se extiende rostralmente, al menos, hasta el m1. Esta fosa es significativamente más grande que en (CRP 08/17/5795, CRP 08/17/5796A), además de estar rodeada por un borde inferior más grueso y más proyectado lateralmente. En vista oclusal, la serie dental describe un recorrido sigmoidal. En el lado mesolingual del gran alveolo del canino, los alveolos de los incisivos forman un triángulo, con el i1 e i3 ocupando una posición más rostral que el i2. Los premolares están separados por diastemas, que se van estrechando progresivamente hacia el p4.

Los tres primeros premolares son alargados y elípticos, según el eje mesodistal, y el tamaño aumenta hacia el p3. El lado labial es más abombado que el lingual, y en este último hay un cóngulo bien definido. En el p3 derecho, el cóngulo forma una protuberancia mesial importante. En el p1 izquierdo el extremo mesial es la zona más deteriorada, en el p2 izquierdo es la zona distal y parte de la lingual, y en el p3 derecho son los extremos meso- y distolingual. En el p3 izquierdo sólo se conserva su región más distal. De los ápices descienden una crístida mesolingual y otra distal. En el p1 izquierdo y en el p3 derecho no hay cúspide distal accesoria. De los tres premolares conservados, el p2 es el que tiene el ápice más deteriorado.

El p4 es más grande que los tres anteriores. Es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. El lado labial es más abombado que el lingual y en este último, el cóngulo está mejor definido y genera una protuberancia importante hacia la región distal. El ápice del diente izquierdo se conserva mucho mejor que el del derecho. En ambos dientes la corona está fracturada por la mitad. Del ápice descienden una crístida mesolingual y otra distal, y en ellas no se observan cúspides accesorias. No hay crístida distolingual.

El m1 es un diente alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El molar derecho está mucho peor conservado que el izquierdo, con multitud de fracturas y desplazamientos en la corona. El extremo mesial es estrecho y redondeado, mientras que el distal es mucho más ancho. El extremo distal y gran parte del lado lingual del molar izquierdo están muy deteriorados. En el diente derecho la curvatura del borde distal queda interrumpida por una faceta grande y triangular para el trigónido del m2, y su borde distolingual está ligeramente oblicuo en sentido distal. En la zona mesolabial se observa un cóngulo bien definido. En ambos molares, el paracónido, protocónido y metacónido presentan facetas de desgaste importantes, e inclinadas en sentido labial. También se observan facetas de desgaste más tenues en: el lado

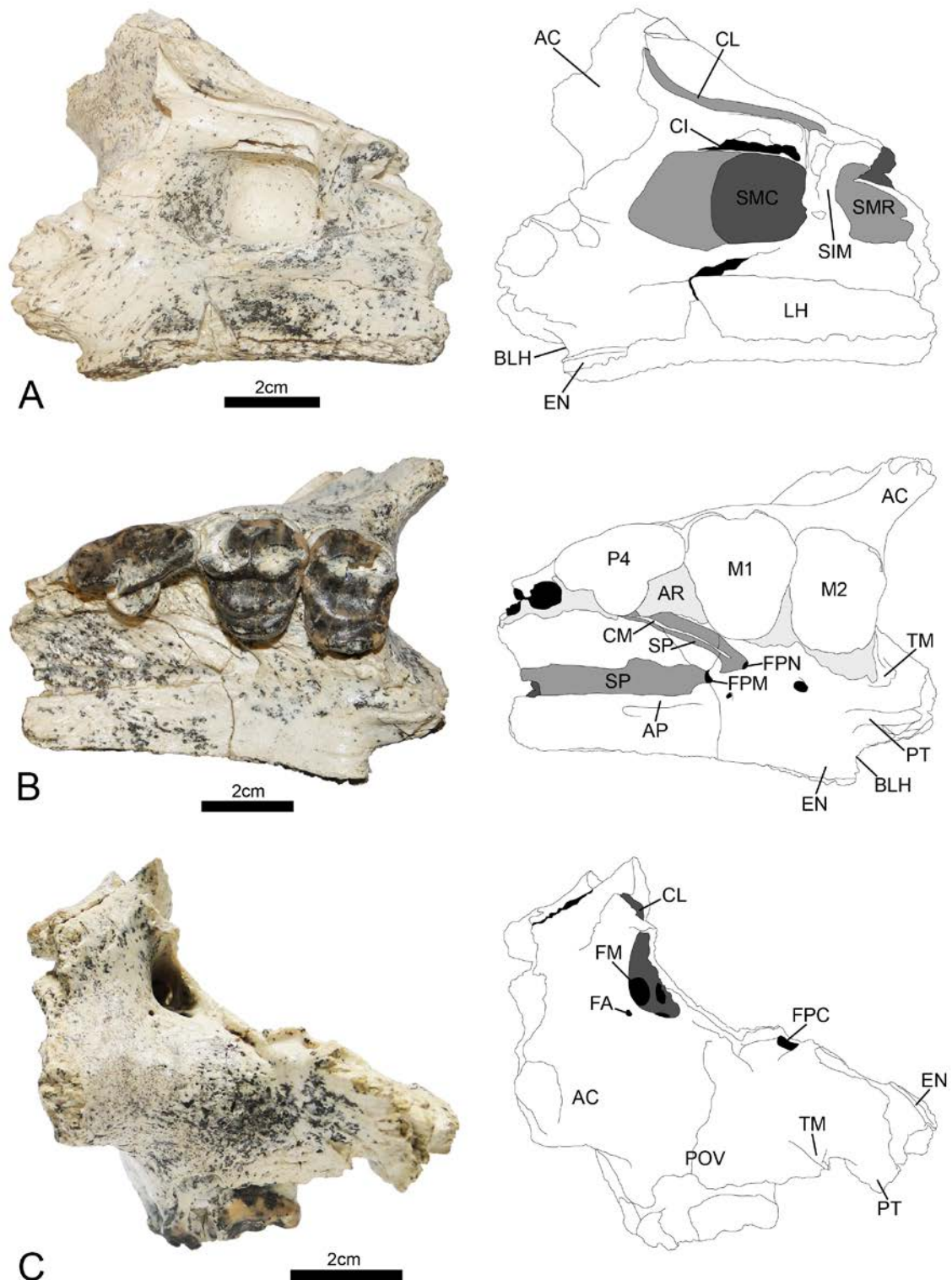


Fig. 39. Elementos anatómicos reconocidos en el maxilar de CRP 08/17/10354. **A:** vista interna, **B:** vista oclusal y **C:** vista caudal. **Abreviaturas:** AC, arco cigomático; AP, apófisis palatina del maxilar; AR, área rugosa; BLH, borde libre de la lámina horizontal; CI, canal infraorbitario; CL, canal lagrimal; CM, crista media; EN, espina nasal caudal; FA, foramen alveolar; FM, foramen maxilar; FPC, foramen palatino caudal; FPM, foramen palatino mayor; FPN, foramen palatino menor; LH, lámina horizontal; POV, pared ósea vertical; PT, pterigoideo; SIM, septo interseno maxilar; SMC, seno maxilar caudal; SMR, seno maxilar rostral; SP, surco palatino; TM, tuberosidad maxilar.

labial del paracónido, zona mesolabial del protocónido, lado distal del protocónido y en la zona distolabial del talónido. El paracónido se conserva mejor en el diente izquierdo y en vista oclusal, está ligeramente girado hacia el lado lingual. Entre el paracónido y el protocónido, y el protocónido y metacónido aún se conservan unas hendiduras de separación. El metacónido del diente derecho está atrasado, con respecto al protocónido. En la zona distolabial del m1 izquierdo, entre el protocónido y el inicio del talónido, no hay constricción. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=23,33^*$ mm y $L_{tal}=14,22^*$ mm, CRP 08/17/10220). En el lado labial de la cuenca del talónido de ambos molares destaca una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido labial. En el molar derecho, la cuenca del talónido está cerrada distalmente por una crístida y el talónido está desplazado, con respecto al trigónido. El lado lingual del talónido de ambos molares está muy deteriorado.

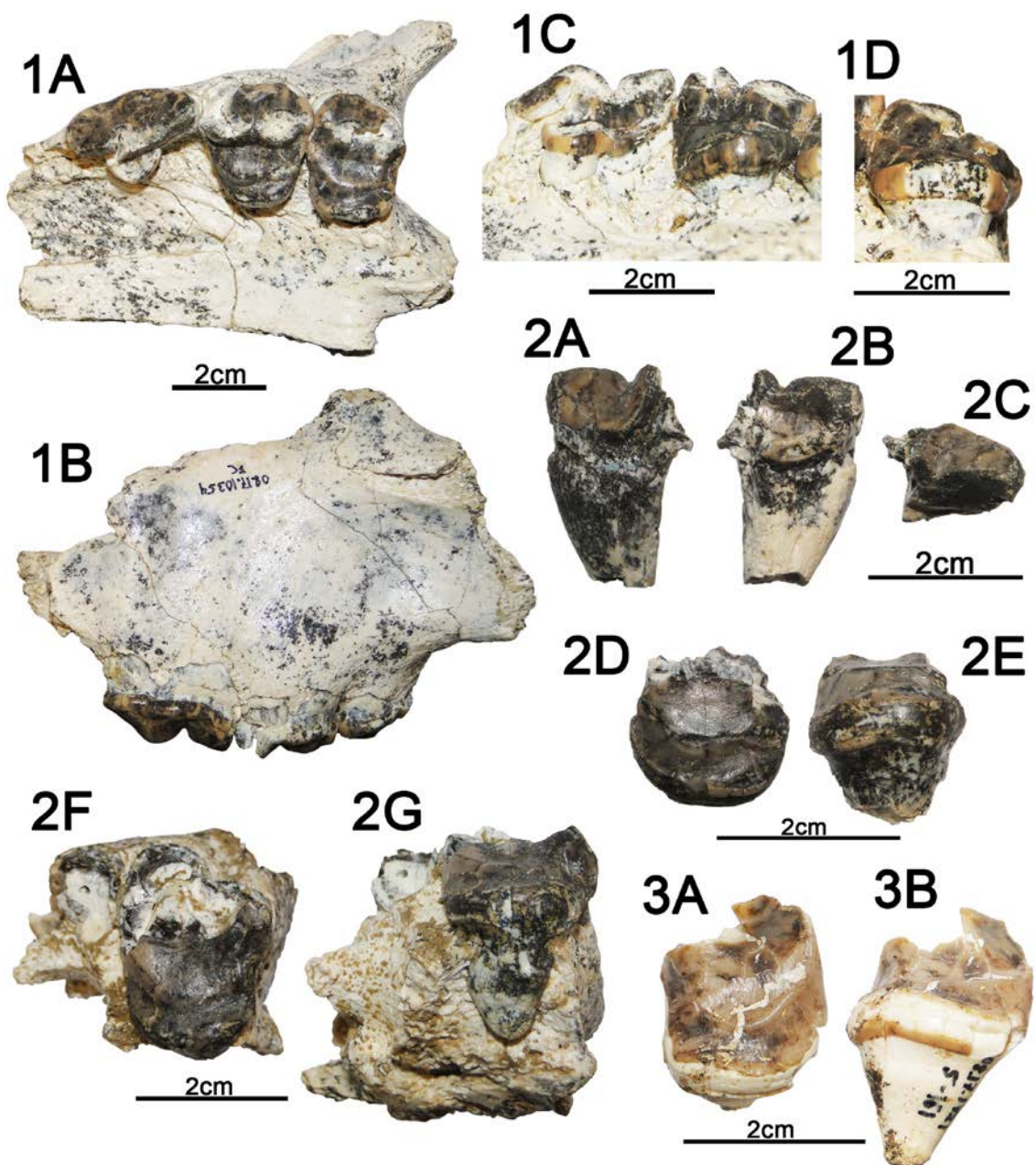


Fig. 40. Restos fósiles de Carpetana (Madrid). **1**, CRP 08/17/10354, fragmento de maxilar izquierdo de *Dinocyon* aff. *mayorali*: **1A**, vista oclusal; **1B**, vista labial; **1C**, vista lingual en detalle del P4-M1; **1D**, vista lingual en detalle del M2. **2**, CRP 08/17/10358B, fragmento de maxilar izquierdo de Hemicyonidae indet.: **2A**, vista labial del P4; **2B**, vista lingual del P4; **2C**, vista oclusal del P4; **2D**, vista oclusal del M1; **2E**, vista lingual del M1; **2F**, vista oclusal del M2; **2G**, vista lingual del M2. **3**, CRP 08/17/1721, M2 derecho de *Dinocyon* aff. *mayorali*: **3A**, vista oclusal; **3B**, vista lingual.

El m2 es alargado y elíptico mesodistalmente. Su lado labial está bastante tendido y se conserva mucho mejor que el lado lingual. El protocónido está mucho más desgastado que el metacónido y el desgaste se extiende por sus laderas mesial, distal y lingual. La faceta de desgaste del protocónido se inclina labialmente. Entre las dos cúspides del trigónido hay una pequeña hendidura central y su contacto divide al diente en dos cuencas someras. La zona mesial de la cuenca del trigónido y la distal de la cuenca del talónido están muy deterioradas. En el lado labial de la cuenca del talónido hay una faceta de desgaste grande, que se inclina en sentido distolabial. Otras facetas más tenues son observadas en el lado mesolabial del protocónido, entre el lado distal del protocónido y el comienzo del talónido, y en la parte distal del talónido.

Dentición superior aislada:

M1 (CRP 08/17/237a) (Fig. 43.1) y M2 (CRP 08/17/237b) (Fig. 43.2): el M1 es subrectangular, con su mayor longitud en el lado labial. En el lado labial destaca un cíngulo importante que rodea al paracono y metacono. El paracono es un poco más grande que el metacono. Ambas cúspides son cónicas, están separadas por una hendidura central y se sitúan prácticamente al mismo nivel. Sus ápices presentan unas facetas de desgaste grandes, con la del paracono inclinada en sentido distolingual y la del metacono en sentido distolabial. Sus lados mesial y distal están muy mal conservados. En el lado lingual del metacono se observa una crista pequeña y oblicua en sentido mesial, cuyo extremo lingual está deteriorado. La crista media está desgastada y en ella destaca un metacónulo robusto. La rama mesial de esta crista es mucho más grácil y describe un arco grande, que asciende hacia el lado mesial del diente. En ese punto, la crista queda interrumpida por una pequeña faceta de desgaste, que se une a otra mucho más grande y que afecta a gran parte del lado mesial. Posterior al metacónulo, la crista se dirige hacia el lado distal del diente un poco oblicua y en sentido lingual, para luego ascender labialmente. En su ascenso queda interrumpida por la falta de esmalte en el lado distolabial. El extremo mesolingual del diente está moderadamente desarrollado. A lo largo del lado lingual hay un cíngulo muy desarrollado, cuyo espesor se acentúa hacia la zona distal. En este punto, el cíngulo está más desgastado. El lado mesial presenta, al menos, dos tipos de inclinación. Una fuerte y en sentido distal en la zona labial, y otra más perpendicular al lado labial del diente en la región mesolingual. El lado distal está bastante inclinado en sentido mesial. Bajo la corona hay una raíz lingual y otra labiodistal peor conservada.

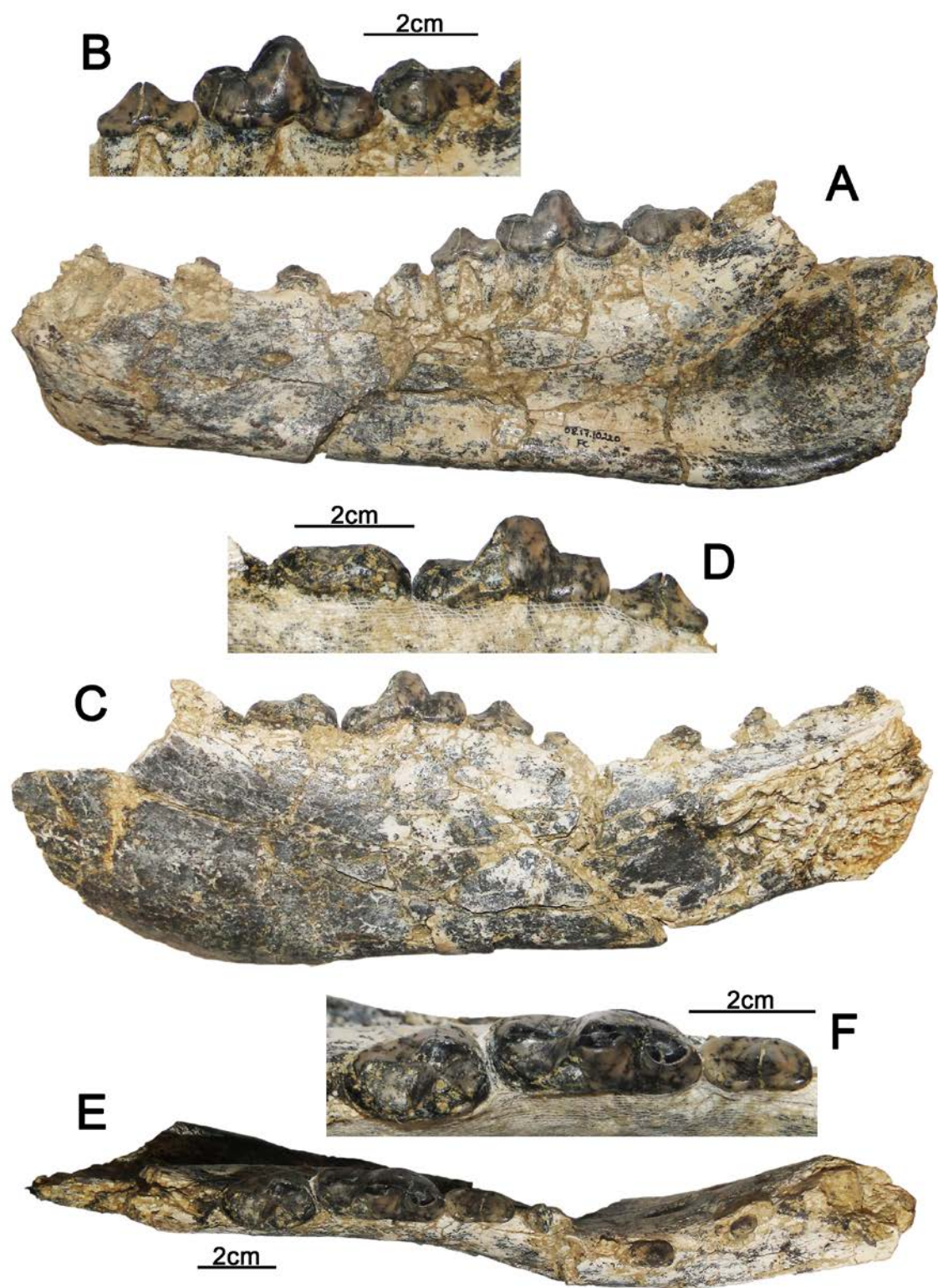


Fig. 41. CRP 08/17/10220, hemimandíbula izquierda de *Dinocyon* aff. *mayoralii* de Carpetana (Madrid): **A**, vista labial; **B**, vista labial en detalle de la dentición; **C**, vista lingual; **D**, vista lingual en detalle de la dentición; **E**, vista oclusal; **F**, vista oclusal en detalle de la dentición.

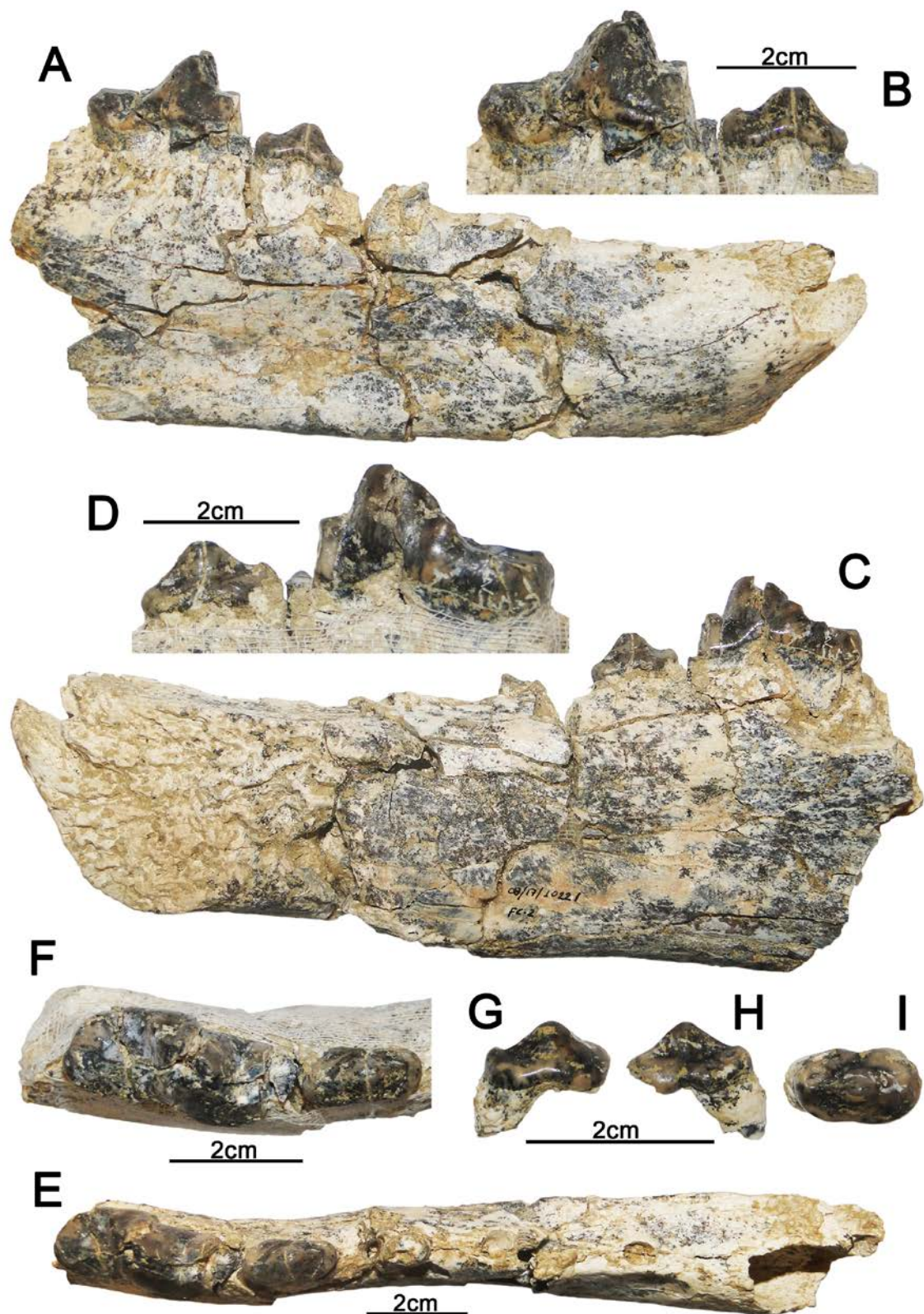


Fig. 42. CRP 08/17/10221, fragmento de hemimandíbula derecha de *Dinocyon* aff. *mayoralii* de Carpetana (Madrid): **A**, vista labial; **B**, vista labial en detalle de la dentición; **C**, vista lingual; **D**, vista lingual en detalle de la dentición; **E**, vista oclusal; **F**, vista oclusal en detalle de la dentición; **G**, vista labial del p3; **H**, vista lingual del p3; **I**, vista oclusal del p3.

El M2 es subrectangular, con un contorno arriñonado y su talla es muy similar a la del M1. El cóngulo labial es importante y rodea al paracono y metacono. Ambas cúspides son cónicas y están separadas por una hendidura. El paracono es mucho más grande que el metacono y este último está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al primero. Esto genera una fuerte inclinación del lado labial en sentido distal. Sus ápices muestran unas facetas de desgaste importantes, donde la del paracono es mucho más grande y está inclinada en sentido distolingual, mientras que la del metacono lo está en sentido distolabial. Por el lado mesial del paracono y por el distal del metacono desciende una crista que se une con el cóngulo. El lado distal del metacono se conserva mejor que el mesial del paracono. En el lado lingual del metacono se observa una crista pequeña que se une perpendicular a la crista media. La rama distal de la crista media se conserva mejor que la mesial, aunque gran parte de su lado lingual está desgastado. La zona más distal conservada de esta crista se dirige en sentido lingual hacia el lado distal del diente, al cual, le falta una porción importante de la corona. Pese al deterioro de la región mesial de la crista media, aún se intuye un gran arco que describe en su ascenso hacia el lado mesial del diente. Todo el lado lingual tiene el esmalte muy deteriorado. Bajo la corona hay dos raíces labiales, donde la distal está mejor conservada que la mesial y una tercera raíz en el lado lingual.

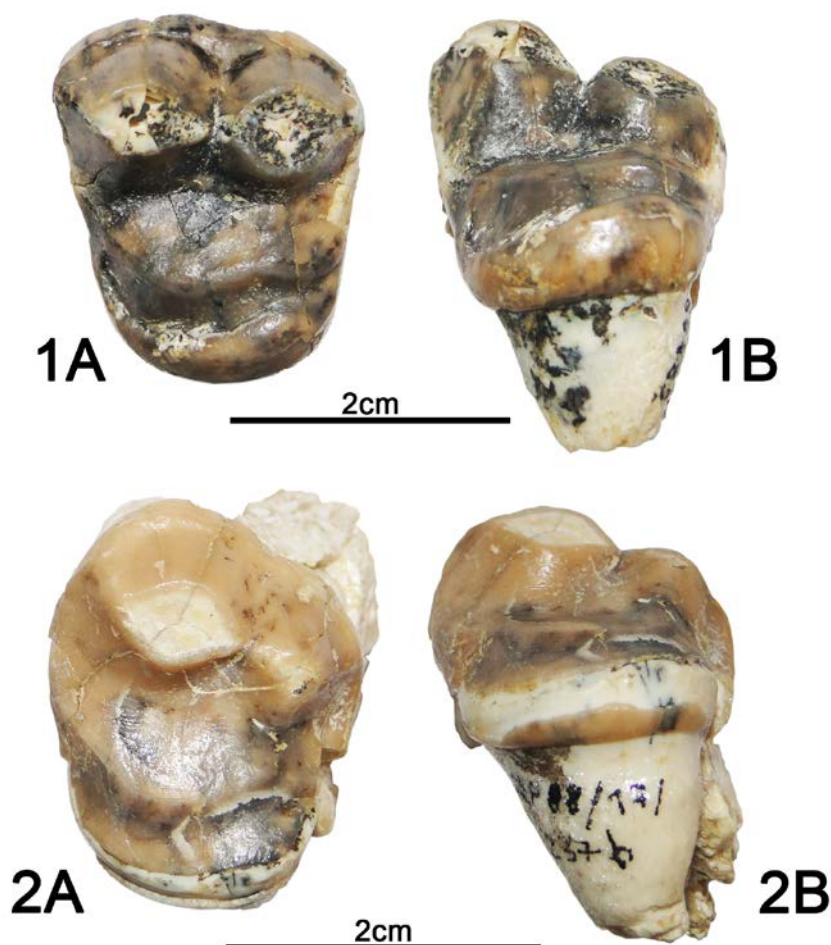


Fig. 43. Dentición superior aislada de *Dinocyon* aff. *mayorali* de Carpetana (Madrid). **1**, CRP 08/17/237a, M1 izquierdo: **1A**, vista oclusal; **1B**, vista lingual. **2**, CRP 08/17/237b, M2 izquierdo: **2A**, vista oclusal; **2B**, vista lingual.

M2 (CRP 08/17/1721) (Fig. 40.3): este molar tiene un contorno oclusal arriñonado. Toda la parte labial falta. En el paracono y metacono se conservan pequeñas porciones de sus cristas mesiales. A pesar del deterioro de estas cúspides, aún se intuye la migración del metacono hacia la zona lingual. En la base de esta cúspide hay una crista pequeña, que se une ligeramente oblicua y en sentido mesial a la crista media. En esta crista hay un protocono muy bajo y grácil. La preprotocrista asciende hacia la región mesolabial, describiendo un arco grande. La rama distal de la crista media es grácil y queda interrumpida por el deterioro del esmalte en el lado distal. Este deterioro también afecta a todo el lado lingual y mesolingual. Bajo la corona se conserva bastante bien la raíz lingual.

Especímenes	C	P2	P4	M1	M2	LP4+M1	LP4-M2	LM1+M2
CRP 08/17/6145A (i)	23,05* x	11,79 x 6,77		21,15* x 23,87*	18,79* x 24,07*			39,44*
CRP 08/17/6145A (d)	21,33* x 15,01*		27,07* x		19* x 23,67*			
CRP 08/17/10354 (i)			28,66* x 18,7	23,39* x 27	21,08 x 26,64*	51,68*	71,12*	43,65*
CRP 08/17/237ab (i)				21,81 x 26,06	19,59 x 25,79			

Especímenes	c	p1	p2	p3	p4	m1	m2
CRP 08/17/5795 (i)					17,32 x 8,02	31,95 x 13,9	
CRP 08/17/5796A (d)	22,14* x 15,04* (n= >32,47)		10,27 x 5,91	13,49 x 6,68		32,98* x 12,86	
CRP 08/17/10220 (i)		7,45* x	11,52 x 6,14		18,17 x 8,97	32,94* x 14,77	22,86* x 14,8*
CRP 08/17/10221 (d)				13,62 x 7,97	18,46 x 8,94		

Especímenes	Accd	Hcd	Hmd	Hmdp2	Hmdp4	Hmdm1	Hmdm2	Hmdm3
CRP 08/17/5795			149,4*		46,31	48,87	54,83	63,69*
CRP 08/17/5796A	44,42*	16,95	144,42*				55,05*	66,7*
CRP 08/17/10220				48,14*		62,93*	66,46*	

Especímenes	L	LCm3	LSD	LSM
CRP 08/17/5795	268,6*	145,04*	82,04*	65,9*
CRP 08/17/5796A				64,35*

Tabla 6. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior e inferior y de las hemimandíbulas de Hemicyonidae del yacimiento de Carpetana. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **h**, altura; **i**, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

Discusión

Los cráneos CRP 08/17/6145A (CRP 08/17/5795, CRP 08/17/5796A) y CRP 08/17/10354 (CRP 08/17/10220, CRP 08/17/10221) presentan caracteres similares a los de un cánido como: los caninos se sitúan bastante alejados del P4; la serie dental superior e inferior describe un recorrido curvado o sigmoidal; la pared ósea caudal al M2 es amplia; las dos ramas caudales del hueso palatino tienen su origen a la altura del M2; el proceso articular se sitúa por encima del nivel de la serie dental (p4-m2); las cúspides de los dientes se disponen de igual manera, a excepción de la posición más distal que ocupa el protocono del P4, con respecto al

paracono; los premolares están bastante desarrollados; y los molares superiores e inferiores están muy acortados mesodistalmente. Pero también poseen caracteres vistos en úrsidos: el foramen infraorbitario se sitúa a la altura del P4, aunque en úrsidos también puede llegar a situarse por encima del M1; la pared ósea caudal al M2 es vertical; el origen rostral del arco cigomático se encuentra a la altura del M2, a excepción de *Ailuropoda melanoleuca*; las crestas nucales están muy proyectadas lateralmente; las bulas timpánicas tienen un contorno triangular y los meatos auditivos externos son largos; los procesos mastoideos son bastante grandes e inclinados en sentido rostral; los alveolos de los incisivos inferiores forman un triángulo, con el i1 e i3 ocupando una posición más rostral que el i2; y el extremo rostral del proceso coronoides está inclinado en sentido caudal. La presencia de canal aliesfenoides es común en ambos grupos, a excepción de *A. melanoleuca*. Aunque estos dos individuos tienen una dentición con una morfología muy similar, los dientes de CRP 08/17/10354 (CRP 08/17/10220, CRP 08/17/10221) son más grandes y robustos que los de CRP 08/17/6145A (CRP 08/17/5795, CRP 08/17/5796A), además de tener una fosa premasetéica mucho más desarrollada. Esto último podría deberse a dimorfismo sexual o más probablemente a un incremento del tamaño de la fosa, a medida que se avanza en el desarrollo ontogenético, como se ha observado en especímenes juveniles y adultos del úrsido tremarctino *Tremarctos ornatus*.

Ambos individuos difieren de *Phoberocyon* por: el M1 tiene la rama distal de la crista media más robusta (CRP 08/17/10354) y el extremo mesolingual está más desarrollado (CRP 08/17/6145A); la fosa premasetéica se extiende rostralmente hasta el m1; los premolares inferiores carecen de cúspides accesorias; el p4 de CRP 08/17/10220 y CRP 08/17/10221 carece de cúspide distal accesoria; y el m1 de CRP 08/17/10220 no presenta constricción labial, entre el protocónido y el inicio del talónido.

Se diferencian del holotipo de *Plithocyon armagnacensis* de Sansan (MN6) en: el P4 de CRP 08/17/6145A no tiene parastilo; el lado mesolabial del paracono del P4 de CRP 08/17/10354 está mucho más abombado y el protocono es más alargado; en ambos cráneos el M1 es más subrectangular; el lado distal del M1 de CRP 08/17/10354 sólo presenta una inclinación bastante importante en sentido mesial y la rama mesial de su crista media es mucho más grácil; y el extremo mesolingual del M1 de CRP 08/17/6145A está más desarrollado. El holotipo de *Pl. armagnacensis* carece de p4, sin embargo en ejemplares atribuidos al género *Plithocyon*, como MNCN 73200 de La Retama (MN5) o el holotipo de *Pl. antunesi* de Olival da Suzana (MN5, Vb), este diente es muy diferente de los dos cráneos de Carpetana por tener un contorno más triangular y la presencia de una crístida distolingual. Por otro lado, la morfología de la dentición superior e inferior de los dos individuos estudiados recuerda más a la de los ejemplares atribuidos a *Hemicyon sansaniensis* de Henares 1 (MN6), el maxilar (SAN 347) y hemimandíbula (SAN 348) de Sansan, la hemimandíbula izquierda tipo de Sansan y el maxilar de Simorre (MN6) (SIM 1995 29).

El M2 (CRP 08/17/237b) no aporta ninguna información, pero el M1 (CRP 08/17/237a) se diferencia del holotipo de *Pl. armagnacensis* por: es más subrectangular; la rama mesial de la crista media es más grácil; el lado mesial tiene dos inclinaciones diferentes, en lugar de una en sentido distal; lo que se conserva del lado distal está mucho menos inclinado en sentido mesial; y el extremo mesolingual está más desarrollado. Este diente también difiere de

Phoberocyon por tener el metacónulo más robusto y el extremo mesolingual más desarrollado. Además, la talla de los dos molares de Carpetana es mucho más grande que en este taxón. El M1 recuerda a los ejemplares de *H. sansaniensis* de Sansan (SAN 347), Simorre (SIM 1995 29) y Henares 1 por tener: la rama mesial de la crista media grácil y un metacónulo robusto; el lado mesial presenta dos inclinaciones, una en sentido distal y otra más paralela al eje labiolingual; y el extremo mesolingual está moderadamente desarrollado.

CRP 08/17/1721 difiere del holotipo de *Pl. armagnacensis*, del M2 aislado de Olival da Suzana y del fragmento de maxilar con M2 de Quinta da Farinheira (MN5, Vb), por tener un protocono mucho más bajo y grácil, y una rama distal grácil. La gracilidad de la rama distal se asemeja más a la del ejemplar de Quinta da Farinheira. El M2 de *Plithocyon* de La Retama (MNCN 73197) también se diferencia del estudiado por tener un protocono más alto, pero igualmente grácil, y un metacónulo robusto. El patrón de robustez y altura visto en la crista media de CRP 08/17/1721 es compartido con *Hemicyon* y *Phoberocyon*, pero este ejemplar supera en talla a los dientes homólogos del segundo género.

El consenso estricto del análisis filogenético de máxima parsimonia hecho en el presente trabajo (ver Fig. 124), muestra una mayor relación de estos ejemplares de Carpetana con *Dinocyon thenardi* y varias formas de *Hemicyon*: *H. mayoralis* de Tarazona de Aragón (MN5), *H. sp. aff. H. sansaniensis* de La Barranca (MN6) y *H. teilhardi* de Wolf Camp y Tung Gur escarpe (formación Tung Gur, Mongolia) (MN7/8 aproximadamente, ver Qiu y Qiu, 2013). Los cráneos mejor conservados de estos taxones son el de MPZ 2000/3569 de Tarazona y el del holotipo de *H. teilhardi* (AMNH FM 26594). Ambos comparten con los ejemplares de Carpetana un origen rostral del arco cigomático situado en el M2 y AMNH FM 26594 también en: una cresta sagital bastante alta y unas crestas nucas muy proyectadas lateralmente; las ramas caudales del hueso palatino tienen su origen a la altura del M2; los meatos auditivos externos son largos; los forámenes infraorbitarios se sitúan a la altura del extremo mesial del P4; los caninos se sitúan lejos del P4; la serie dental superior e inferior describen un recorrido sigmoidal o curvado; la fosa premasetérica se extiende rostralmente hasta el m1 e invade más a la fosa masetérica; y el proceso articular se encuentra por encima del nivel de la serie dental (p4-m2). La fosa premasetérica en el holotipo de *H. teilhardi* y en otros ejemplares atribuidos a esta especie (ej; AMNH FM 26213) es estrecha como en CRP 08/17/5795 y CRP 08/17/5796A.

En la localidad tipo de *D. thenardi*, La Grive-Saint-Alban (MN7/8), no hay registro de P4 pero sí en Tarazona y en *H. teilhardi*. En MPZ 2000/3569 y en *H. teilhardi*, el protocono del P4 es alargado y proyectado en sentido distal ó lingual como en CRP 08/17/10354, pero en este el protocono está más proyectado que en Tarazona. El lado mesolabial del paracono en *H. teilhardi* también está muy abombado, pero este diente puede presentar un parastilo poco desarrollado, como en el caso de AMNH FM 26594. La talla del P4 de CRP 08/17/10354 es cercana a la del ejemplar de Tarazona (Fig. 44). Los M1 de Carpetana comparten con FSL 5016 de *D. thenardi* de La Grive, una rama mesial de la crista media grácil y un lado mesial con doble inclinación. El extremo mesolingual de los M1 de Carpetana está más desarrollado que *D. thenardi*, *H. mayoralis* y *H. teilhardi*. Los M1 de *D. thenardi* también son subrectangulares, los de Tarazona son más subcuadrados y los de *H. teilhardi* pueden ser tanto subcuadrados como subrectangulares. El metacónulo o la rama distal de la crista media de los M1 estudiados es robusta como en *D. thenardi*, *H. mayoralis* y *H. teilhardi*, aunque en MHNL LGR 1144 de *D.*

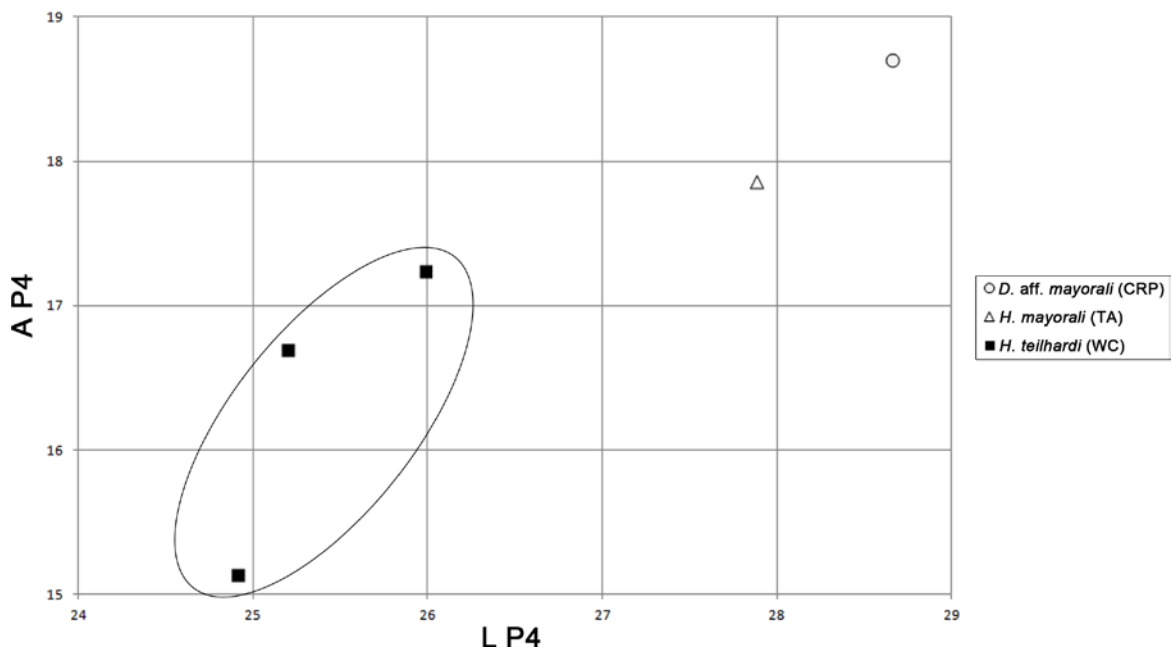
thenardi el metacónulo es grácil. El lado distal del M1 en *D. thenardi* y *H. teilhardi* también está bastante inclinado en sentido mesial, mientras que *H. mayoralis* está muy poco inclinado hacia este sentido.

El M2 de *D. thenardi* de La Grive (MHNL LGR 1145) está muy mal conservado y no aporta ninguna información. Los M2 de Tarazona tienen los lados mesial y distal más paralelos entre sí y el metacono se sitúa prácticamente al mismo nivel que el paracono, y el protocono también es bajo como en CRP 08/17/1721, pero en este ejemplar el protocono es mucho más grácil. La morfología de este diente en *H. teilhardi* es similar a los de Carpetana, arriñonado y con metacono bastante desplazado hacia la región lingual, pero no aportan más información. Las tallas de los M1 y M2 de Carpetana son cercanas a los dientes de Tarazona y *H. teilhardi* (Fig. 44). La dentición de CRP 08/17/10354 y CRP 08/17/237ab es robusta como el holotipo de *H. teilhardi*, los dos M1 de *D. thenardi* y *H. mayoralis*. Mientras que los dientes de CRP 08/17/6145A y CRP 08/17/1721 son más gráciles que estos, pero su gracilidad se acerca más AMNH FM 26595 de *H. teilhardi*.

En la serie dental inferior, la posición más rostral del i1 e i3 con respecto al i2 visto en CRP 08/17/10220 y CRP 08/17/10221 también se observa en el holotipo de *H. teilhardi*. Tres de las hemimandíbulas de Carpetana conservan los dientes o los alveolos de los cuatro premolares, a excepción de CRP 08/17/5795 que conserva el p4 y el alveolo del p3, y es difícil de saber si hubo p1 y p2. En *H. teilhardi* el número de premolares puede variar de tres (AMNH FM 26594) a cuatro (AMNH FM 26595, AMNH FM 26213) y también carecen de cúspides accesorias. La hemimandíbula tipo de *D. thenardi* (MHNL LGR 1385) carece de p4, pero en *H. teilhardi* este premolar también es elíptico, carece de crístida distolingual y la talla es muy cercana a los de Carpetana (Fig. 45). En la dentición inferior de los taxones que están relacionados con *D. thenardi* en el análisis filogenético, destaca el gran desarrollo que presenta el paracónido del m2, pero esta cúspide no puede ser comparada en Carpetana. El m1 es el único diente que aporta información y sus caracteres reconocibles son el metacónido en posición distal y una constricción labial muy débil (CRP 08/17/10220 y CRP 08/17/10221), que también pueden verse en *D. thenardi*, *H. mayoralis*, La Barranca y *H. teilhardi*. Además, las tallas de los m1 de Carpetana son muy próximas a las de *H. teilhardi* y el tamaño del m2 de CRP 08/17/10220 es cercana a la de los dientes de *H. mayoralis*, Puente de Vallecas, La Barranca y *H. teilhardi* (Fig. 45). La dentición de CRP 08/17/5795 y CRP 08/17/5796A es más grácil que el holotipo de *D. thenardi* y ejemplares de *H. teilhardi* como AMNH FM 26594 y AMNH FM 26596, mientras que los dientes de CRP 08/17/10220 y CRP 08/17/10221 tienen una robustez alta que recuerda al holotipo de *D. thenardi*, *H. mayoralis*, a los dientes de La Barranca y a los dos individuos de *H. teilhardi* mencionados.

El grado de desarrollo del paracónido en el m2 de Puente de Vallecas recuerda al de *Phoberocyon* y al del holotipo de *D. thenardi*. Sin embargo, *Phoberocyon* presenta un paracónido más grande que en *D. thenardi* y Rotondo 3690. Pero este último es mucho más pequeño que el ejemplar de La Grive, y cercano a la talla de los ejemplares de *H. mayoralis* de Tarazona de Aragón, Carpetana, La Barranca y *H. teilhardi* (Fig. 45). Los molares de *H. mayoralis* de Tarazona de Aragón (MPZ 97/600), de La Barranca (MNCN 73148, MNCN 73149) y de *H. teilhardi* tienen un desarrollo similar del paracónido, y un hipocónido alto y situado en posición distal. El protocónido es alto como en La Barranca y *H. teilhardi*, y la ligera inclinación mesial

de la cuenca del talónido es similar a Tarazona y a algunos dientes de *H. teilhardi* (AMNH FM 26596). También comparte con La Barranca y el holotipo de *H. teilhardi* la gran proyección distolabial y una muralla lingual del talónido baja con los dientes de La Barranca, pero en el cierre distal de la cuenca del talónido la crístida distal del hipocónido se une a la crístida del lado lingual como en *H. teilhardi*. El m2 de Puente de Vallecas presenta una robustez alta, que recuerda a CRP 08/17/10220 y CRP 08/17/10221, al holotipo de *D. thenardi*, a los dientes de La Barranca, a *H. mayoralis* y a los ejemplares AMNH FM 26594 y AMNH FM 26596 de *H. teilhardi*. Teniendo en cuenta la edad y la situación geográfica de Carpetana y de Puente de Vallecas, junto con la información métrica y morfológica de sus ejemplares, se les ha clasificado como *Dinocyon* aff. *mayoralis*.



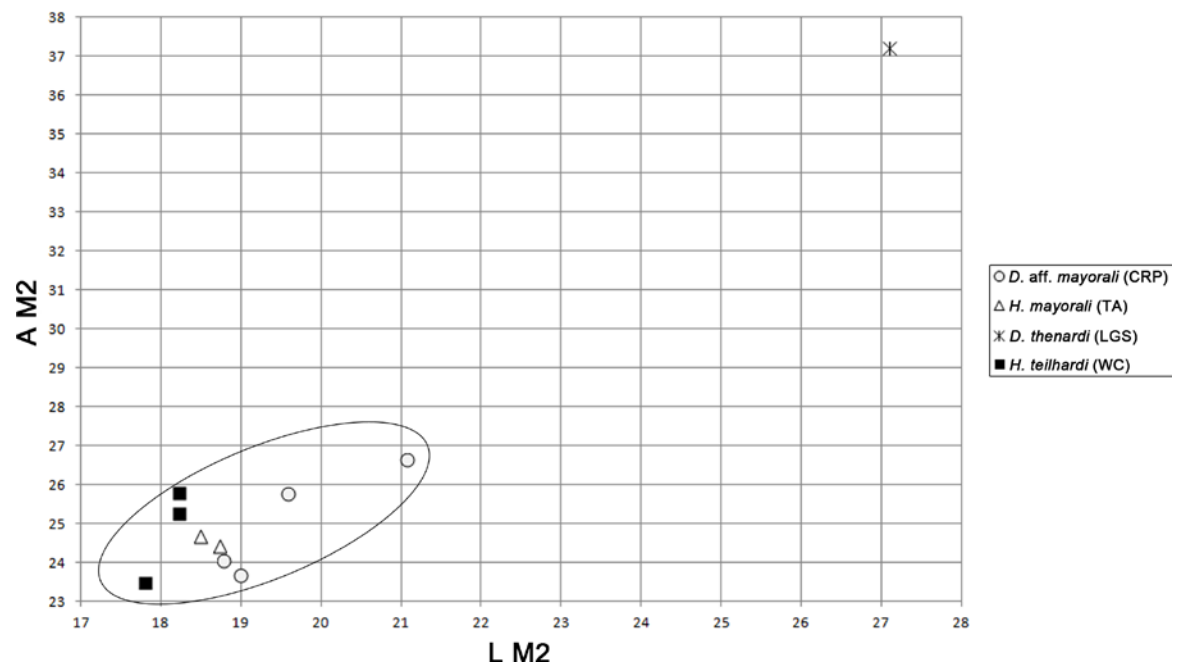
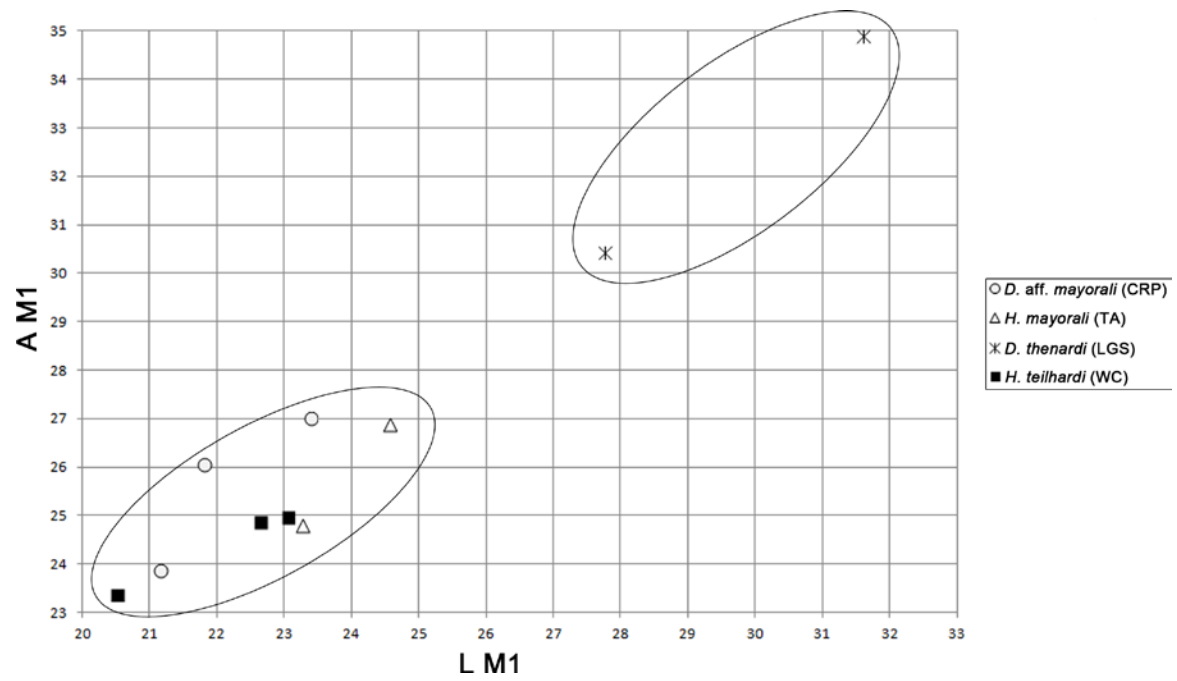
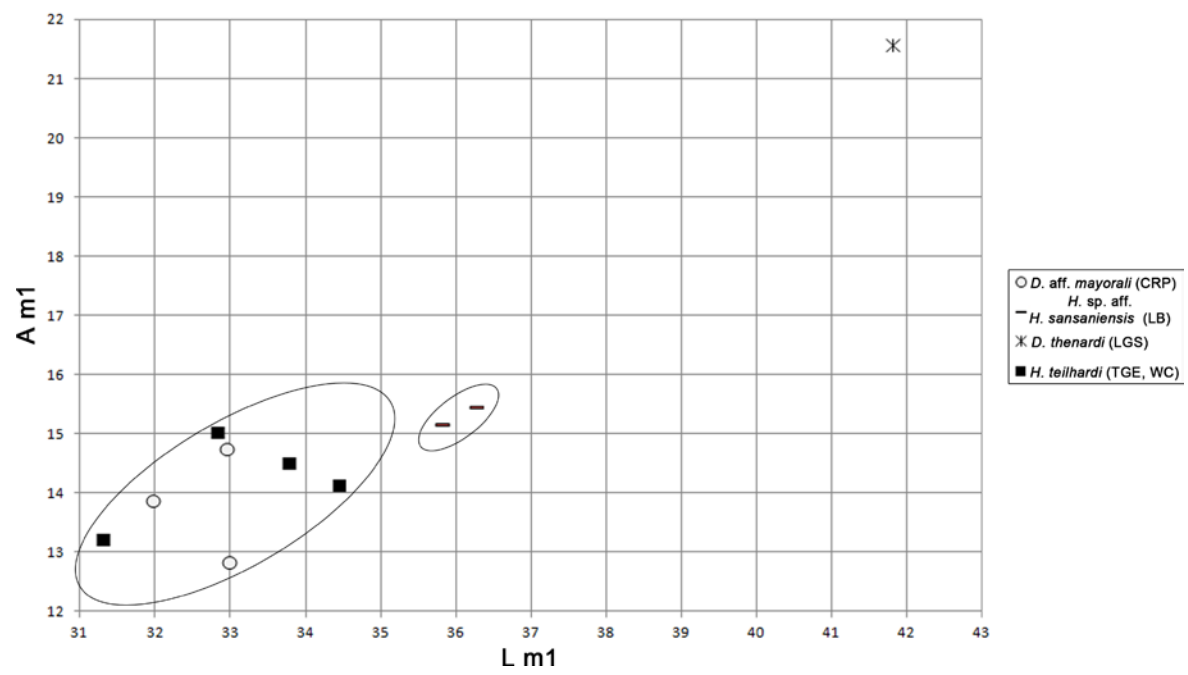
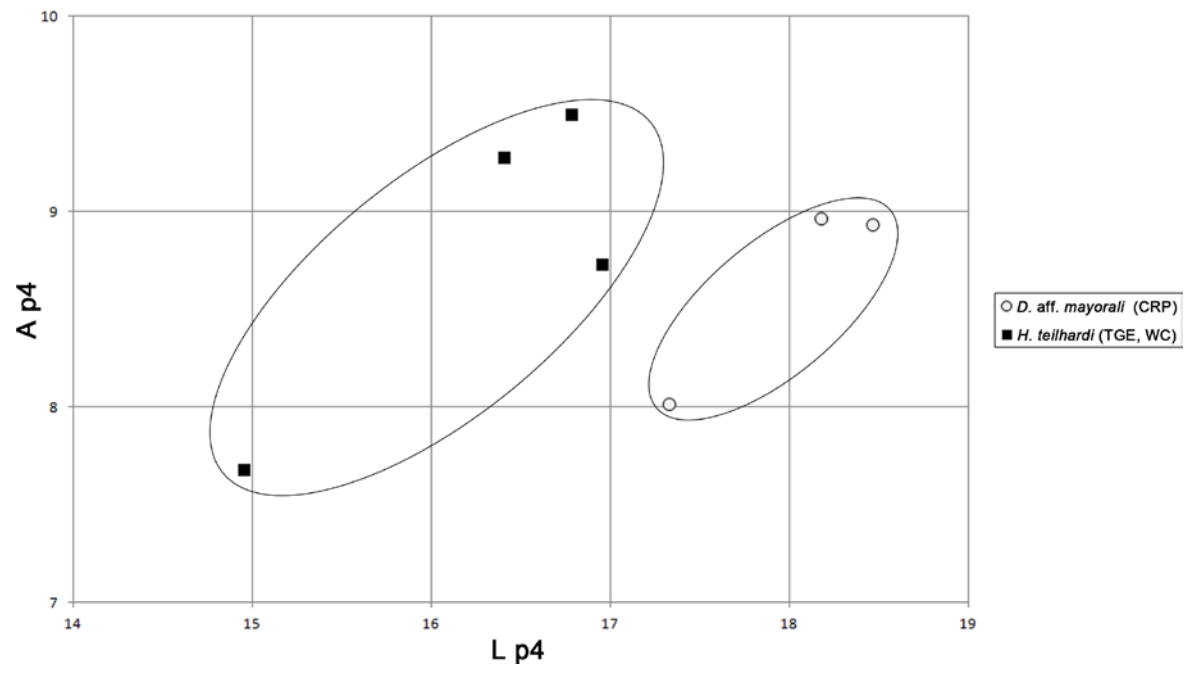


Fig. 44. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de Carpetana. Abreviaturas: **CRP**, Carpetana; **LGS**, La Grive-Saint-Alban; **TA**, Tarazona de Aragón; **WC**, Wolf Camp. Medidas empleadas en la Tabla S9 (ver material suplementario).



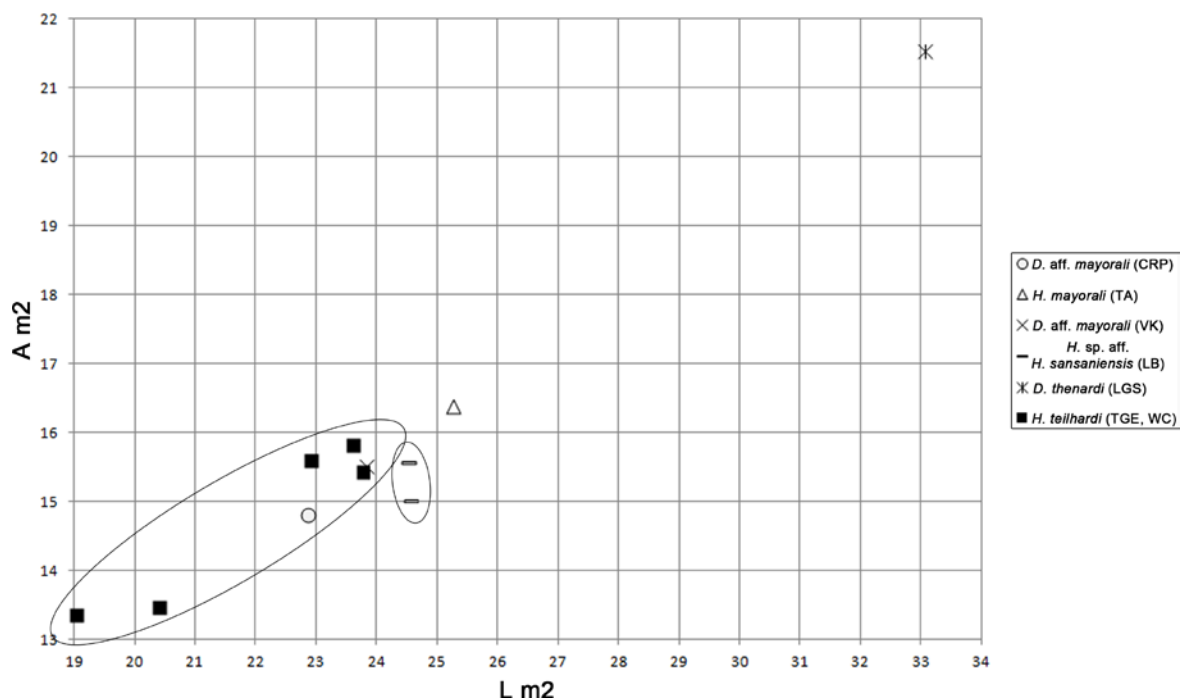


Fig. 45. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae de los yacimientos de Puente de Vallecas y Carpetana. Abreviaturas: **CRP**, Carpetana; **LB**, La Barranca; **LGS**, La Grive-Saint-Alban; **TA**, Tarazona de Aragón; **TGE**, Tung Gur escarpe; **VK**, Puente de Vallecas; **WC**, Wolf Camp. Medidas empleadas en la Tabla S9 (ver material suplementario).

Hemicyon cf. sansaniensis Lartet, 1851

Yacimiento: Carpetana, Madrid

Edad: MN6 (zona local F, Aragoniense superior, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: CRP 08/17/4777: fragmento de maxilar derecho. Individuo adulto. Consta de P4-M2. Medidas realizadas en la Tabla 7.

Descripción

Fragmento de maxilar (CRP 08/17/4777) (Fig. 60.1): en vista medial destaca un profundo seno maxilar caudal a la altura del P4 y el M1, y sobre este seno se observa parte del canal infraorbitario. En vista caudal y a la altura de la raíz lingual del M2 aún se conserva un foramen palatino caudal grande. En vista oclusal, la zona en la que se insertan los dientes es muy rugosa.

Al P4 le falta toda la parte mesial del paracono. Esta cúspide tiene una faceta de desgaste importante e inclinada en sentido distolingual. El desgaste se extiende por gran parte del lado lingual de la región distal. En el borde inferior de ambas zonas desgastadas, el desgaste es más tenue. El paracono está separado de la región distal por una hendidura profunda, bien visible en el lado labial. En este último se conserva una pequeña porción de un cíngulo bien definido. El protocono y la parte basal de la región distal del diente están muy deteriorados. El protocono ocupa una posición media, con respecto al paracono, y está separado del resto del diente por un pequeño surco longitudinal.

El M1 está muy fracturado y deformado, especialmente en la zona labial y mesolingual. Las cúspides labiales están muy desgastadas y falta gran parte del metacono. El paracono está rodeado en su lado labial por un cíngulo importante. La crista media esta muy desgastada. En el extremo distolingual del diente se conserva un cíngulo bastante engrosado y con una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolingual. El extremo mesolingual está muy deteriorado. El lado mesolabial se inclina bastante en sentido distal, para luego seguir hacia la región lingual prácticamente paralelo al eje labiolingual del diente. El lado distal está bastante inclinado en sentido mesial y de manera continua.

El M2 es subrectangular y con un contorno oclusal arriñonado. En el lado labial y distal del diente se conserva un cíngulo bastante desarrollado, que rodea al paracono y al metacono. El paracono y metacono son cónicos, están separados por una hendidura cental y el primero es mucho más grande. Estas dos cúspides están muy desgastadas. La faceta de desgaste del paracono es mucho más grande que la del metacono y ambas están inclinadas en sentido distolingual. La crista distal del metacono se une con el cíngulo labial, mientras que el lado distal del paracono esta muy deteriorado. El metacono está bastante desplazado hacia la parte lingual, con respecto al paracono. Esto genera una inclinación fuerte del lado labial en sentido distal. En el lado lingual del metacono hay una faceta de desgaste estrecha y su desgaste continua por la parte mesial de la crista media, hasta llegar al lado lingual del diente. La rama mesial de la crista media está muy borrada, pero aún se intuye el gran arco que forma en su ascenso hacia el lado mesolabial del diente. La rama distal de la crista media se conserva mucho mejor y contacta prácticamente perpendicular con el lado distal. El lado lingual está muy deteriorado, conservándose una pequeña porción de cíngulo en la parte mesolingual.

Especímenes	P4	M2	LM1+M2
CRP 08/17/4777 (d)	x 15,58	17,44 x 23,1*	39,44*

Tabla 7. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de Carpetana. Abreviaturas: **d**, lado derecho. *Cantidad aproximada.

Discusión

La posición media del protocono del P4 de CRP 08/17/4777 y la superficie oclusal alargada y estrecha de sus molares permiten considerarlo como un hemiciónido. El M1 se

diferencia del holotipo de *Plithocyon armagnacensis* de Sansan (MN6) y de los ejemplares de *Pl. barstowensis* de Barstow (Ba1=MN5), ya que su lado mesial presenta dos inclinaciones, en lugar de una en sentido distal, y el lado distal no tiene dos tipos de inclinación, si no que está bastante inclinado en sentido mesial y de forma continua. En *Phoberocyon*, el lado distal también está bastante inclinado en sentido mesial, pero el lado mesial se inclina bastante en sentido distal, salvo en algún ejemplar como MNCN 74521 de Loranca Arenas (MN2), donde se observan dos tipos de inclinación como en CRP 08/17/4777. Además, el M2 del maxilar estudiado supera en talla a los dientes homólogos de *Phoberocyon*. Por el contrario, la morfología del M1 recuerda a la del ejemplar de *Dinocyon thenardi* (FSL 5016) de La Grive-Saint-Alban (MN7/8), cuya talla es significativamente mayor y a *Hemicyon sansaniensis*, con el que también se acerca más en la talla del M2 (Fig. 46). Por ello, este individuo se ha clasificado como *Hemicyon cf. sansaniensis*.

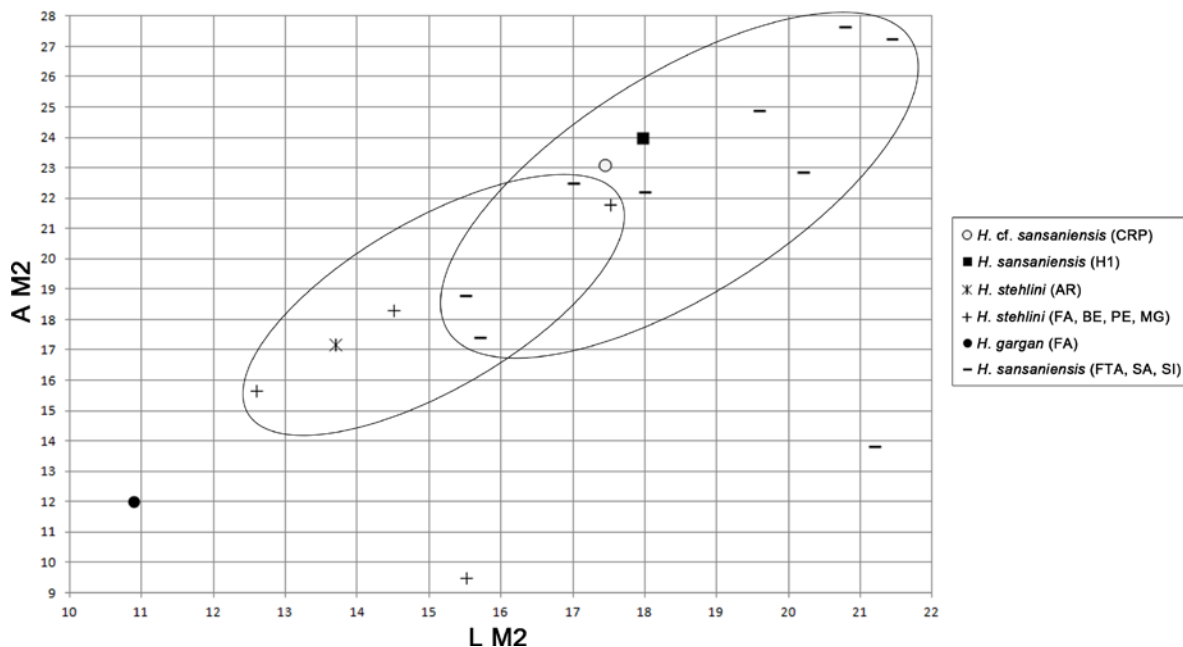


Fig. 46. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de Carpetana. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **BE**, Bézian; **CRP**, Carpetana; **FA**, Faluns d' Anjou; **FTA**, Faluns de Touraine y d'Anjou; **H1**, Henares 1; **MG**, Montréal du Gers; **PE**, Pellecahus; **SA**, Sansan; **SI**, Simorre. Medidas empleadas en la Tabla S10 (ver material suplementario).

***Plithocyon aff. armagnacensis* Ginsburg, 1955**

1985-Hemicyoninae indet. Morales y Soria, Pág. 82

1998-*Plithocyon armagnacensis* Ginsburg. Ginsburg y Morales, Pág. 78

Yacimiento: Paracuellos 5, Madrid

EDAD: MN6 (zona local F, Aragoniense superior, Mioceno medio)

Asignación previa: los tres dientes superiores estudiados se consideraron como Hemicyoninae indet. por Morales y Soria (1985, Pág. 82). En Ginsburg y Morales (1998, Pág. 78) estos tres dientes y el m1 (MNCN 73186), fueron atribuidos a la especie *Plithocyon armagnacensis*.

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición superior aislada: **P4:** MNCN 73185 [PA-V-131 (1)] (dcho.); **M1:** MNCN 73187 (PA-V-131) (dcho.); **M2:** MNCN 73188 [PA-V-131 (3)] (dcho.). **Dentición inferior aislada:** **m1:** MNCN 73186 (PA-V-147) (dcho.). Estos ejemplares se encontraron asociados y tienen un tamaño y un estado de conservación similar, por lo que probablemente pertenezcan al mismo individuo. Medidas realizadas en la Tabla 8.

Descripción

P4 (MNCN 73185) (Fig. 47.1): en el fragmento óseo en el que está insertado, no se reconoce ningún elemento. Es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. Está rodeado por un cíngulo, cuyo desarrollo es significativamente mayor en el extremo distolingual. En este punto el cíngulo presenta una faceta de desgaste estrecha y alargada. En el extremo más distal del cíngulo destaca una pequeña faceta triangular para el borde mesolabial del M1. El lado labial es abombado, mientras que el lingual está mucho más aplanado. El paracono es la cúspide más grande y más alta, seguida del metastilo. El ápice del paracono presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolingual, que se prolonga por toda su ladera distal. De su ápice desciende una crista mesial que se une al cíngulo, y otra mesolingual. En su extremo mesial hay un parastilo poco desarrollado y su lado mesolabial, aunque presenta algunas fracturas, está muy abombado. El paracono está separado del metastilo por una hendidura profunda. El metastilo está muy deteriorado y sólo conserva su crista distal, la cual, forma una pequeña elevación con el cíngulo. Todo su lado lingual presenta una faceta de desgaste grande. El protocono no se conserva, pero la proyección lingual del cíngulo a la altura del paracono, indica que esta cúspide ocupó una posición media. Bajo la corona se observa una raíz mesial y otra distal mejor conservada.

M1 (MNCN 73187) (Fig. 47.2): este molar es subcuadrado, con su zona labial más larga que la lingual. Le faltan porciones de corona en las zonas labial, mesial, distal y en el lado lingual del metacono. En el lado labial hay un cíngulo bastante desarrollado, que rodea al paracono y al metacono. Ambas cúspides son cónicas, tienen un tamaño similar, se sitúan al mismo nivel y están separadas por una hendidura central profunda. Sus ápices tienen dos facetas de desgaste grandes, la del paracono inclinada en sentido distolabial y la del metacono en sentido distolingual. De las dos cúspides descienden una crista mesial y otra distal, con dos de ellas enfrentadas en la hendidura central, y la crista mesial del paracono forma un parastilo pequeño con el cíngulo labial. En un nivel inferior al parastilo, se observa una pequeña faceta triangular para el P4 y en el extremo opuesto hay otra faceta bilobulada y alargada labiolingualmente, para articular con el M2. En el extremo mesial de la base del paracono se

observa una crista pequeña, cuya unión con la crista media se desconoce. De la base del metacono surge una crista pequeña y perpendicular a la crista media, con su zona lingual deteriorada. La rama mesial de la crista media describe un arco grande, en su ascenso hacia el extremo mesial del diente. En esta rama se observa un protocono grácil y deteriorado. La rama distal es mucho más corta y se une ligeramente oblicua y en sentido labial, al borde distal del diente. En ella destaca un metacónulo muy alto y robusto, cuyo ápice está un poco deteriorado. El extremo mesolingual del diente está moderadamente desarrollado y en él se observa un cóngulo, que aumenta considerablemente su espesor hacia la zona distal. En este punto destaca un hipocono grande, alto y robusto, que está acompañado de crenulaciones más pequeñas. Bajo la corona, la raíz lingual se conserva mucho mejor que las otras dos labiales.

M2 (MNCN 73188) (Fig. 47.3): es subrectangular, con un contorno arriñonado y es un poco más pequeño que el M1. La corona ha perdido el esmalte en la zona meso- y distolabial, y sobre todo, en la distolingual. En el lado labial destaca un cóngulo bastante desarrollado, que rodea al paracono y al metacono. Ambas cúspides son cónicas, el paracono es mucho más grande y más alto que el metacono y están separados por una marcada hendidura central. El metacono está bastante desplazado lingualmente, con respecto al paracono, dando lugar a un borde labial biconvexo y bastante inclinado en sentido distal. El paracono tiene una faceta de desgaste grande, inclinada en sentido distolingual, mientras que el metacono está prácticamente intacto. Del paracono y metacono descienden una crista mesial y otra distal, con dos de ellas enfrentadas en la hendidura central y las otras dos contactan con el cóngulo. En el extremo mesial del metacono se observa un metastilo pequeño. En el lado mesial del paracono hay una faceta grande, bilobulada y alargada labiolingualmente para el M1. En la base del metacono se observa una pequeña crista transversal, que se une ligeramente oblicua y en sentido mesial a la crista media. En esta crista se observa un protocono grácil, cuya ladera distal y el ápice están deteriorados. La preprotocrista describe un arco grande, que asciende mesolabialmente hasta unirse con el extremo mesial del diente. La zona más distal de la crista media está mal conservada y se une prácticamente perpendicular al lado distal del diente. En el borde lingual del diente destaca un cóngulo que se engrosa bastante hacia la región distal. Bajo la corona hay dos raíces labiales, donde la mesial está mucho menos deteriorada que la distal, y una tercera raíz lingual bien conservada y mucho más robusta que la mesolabial.

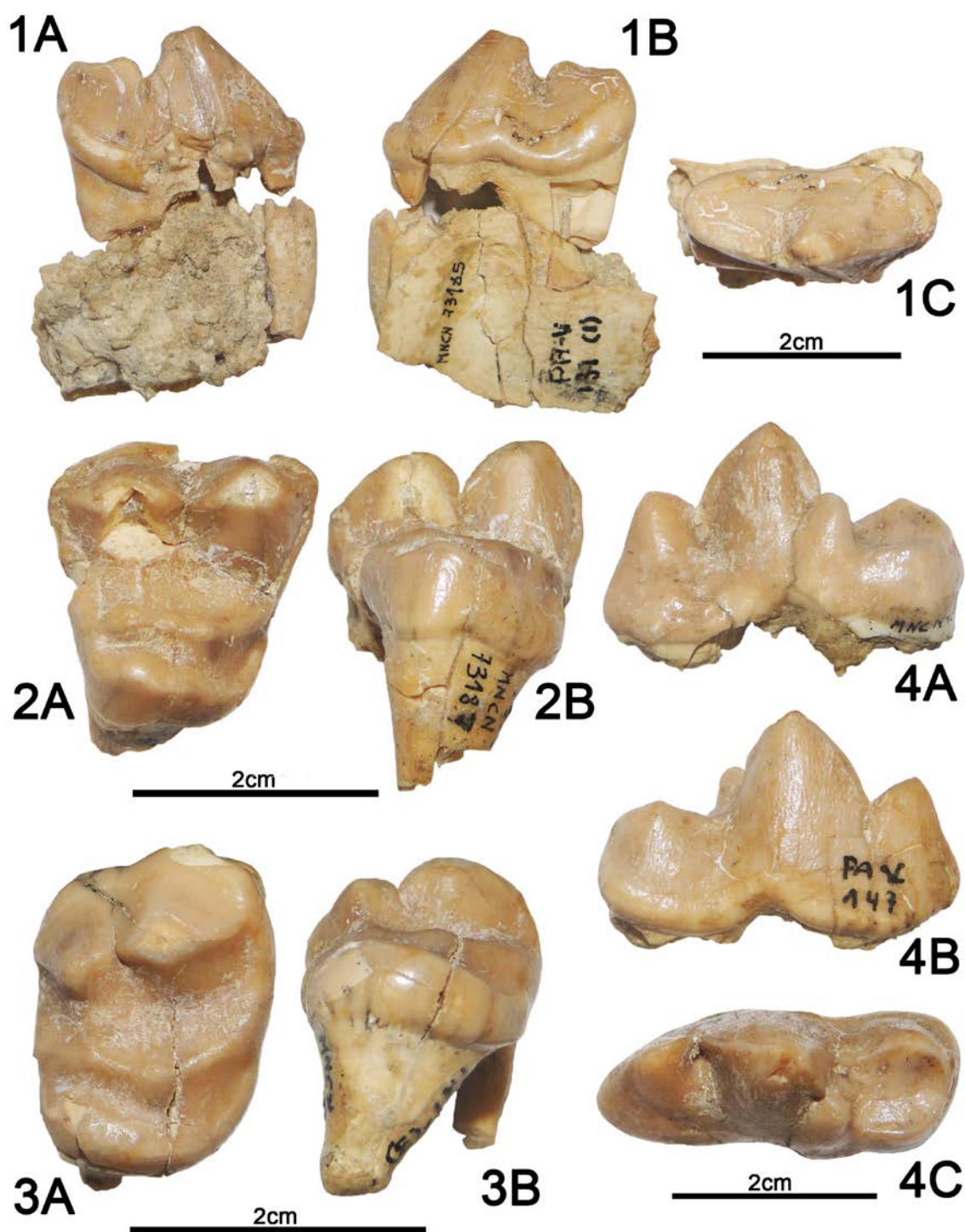


Fig. 47. Restos fósiles de *Plithocyon* aff. *armagnacensis* de Paracuellos 5 (Madrid). 1, MNCN 73185, P4 derecho de: **1A**, vista lingual; **1B**, vista labial; **1C**, vista oclusal. 2, MNCN 73187, M1 derecho de *Hemicyon* aff. *sansaniensis*: **2A**, vista oclusal; **2B**, vista lingual. 3, MNCN 73188, M2 derecho de *Hemicyon* aff. *sansaniensis*: **3A**, vista oclusal; **3B**, vista lingual. 4, MNCN 73186, m1 derecho de *Plithocyon* aff. *armagnacensis*: **4A**, vista lingual; **4B**, vista labial; **4C**, vista oclusal.

m1 (MNCN 73186) (Fig. 47.4): este molar es alargado y elíptico mesodistalmente. El extremo mesial es estrecho y redondeado, mientras que la zona distal es más amplia y su borde está más aplanado y un poco inclinado en sentido distal. En el lado labial se observa un cóngulo bien definido, cuyo grosor aumenta hacia la región distal; en este punto está muy poco proyectado distalmente. El protocónido tiene parte del lado distolingual de su ápice roto. Esta cúspide es la más grande y más alta del trigónido, seguida del paracónido y el metacónido. De su ápice descienden dos crístidas, una mesial que contacta en una hendidura profunda con la crístida distal del paracónido, y otra distal que se enfrenta con la crístida mesial del metacónido, en una hendidura más pequeña. La ladera mesial del paracónido está inclinada distalmente, mientras que el ápice apunta en sentido opuesto, y en ella se observa una segunda crístida pequeña. En vista oclusal, el paracónido está un poco girado lingualmente, formando un recorrido sigmoidal con el protocónido, metacónido y las cúspides linguales del talónido. En el lado mesolabial del protocónido y en el distolabial del paracónido se observan unas facetas de desgaste grandes y estrechas. El metacónido está bastante desarrollado y ocupa una posición muy distal, prácticamente por detrás del protocónido. La parte lingual del ápice del metacónido está deteriorada y tiene una segunda crístida distolabial. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=25,45$ mm y $L_{tal}=11,87$ mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido alto, grácil y situado en posición mesial. En su lado distolabial se observa una faceta de desgaste grande. El lado labial, entre el protocónido y el hipocónido, muestra una constricción muy débil. La cuenca del talónido es somera y se inclina en sentido distal. Está cerrada distalmente, por la unión de la crístida distal del hipocónido con la lingual del talónido. La crístida mesial del hipocónido se prolonga hasta la ladera distal del protocónido y la crístida lingual del talónido culmina en la ladera distal del metacónido. La muralla lingual del talónido es alta y sobre ella hay dos cúspides pequeñas y altas, donde el entocónido es más grande y más alto que el entoconúlido.

Especímenes	P4	M1	M2	m1
MNCN 73185 (d)	26,07 x			
MNCN 73187 (d)		22,17 x 24,30*		
MNCN 73188 (d)			16,63 x 22,63*	
MNCN 73186 (d)				36,11 x 15,32

Tabla 8. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior e inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Paracuellos 5. Abreviaturas: **d**, lado derecho. *Cantidad aproximada.

Discusión

Los ejemplares de Paracuellos 5 se han considerado como hemiciónidos por la posición media que ocupa el protocono del P4, la superficie oclusal alargada y bastante estrecha de los molares superiores, y por el escaso desarrollo del metacónido del m1. Los tres dientes superiores difieren de *Phoberocyon* por tener el extremo mesolingual del M1 más desarrollado, y un metacónulo más robusto y, en general, más alto. La presencia de un parastilo en el P4 recuerda a *Plithocyon* y su escaso desarrollo es similar al de *Pl. bruneti*, con el

que también comparte un abombamiento importante del lado mesolabial. Sin embargo, la talla de MNCN 73185 es significativamente mayor. Los dos caracteres mencionados en el P4 difieren del holotipo de *Plithocyon armagnacensis* de Sansan (MN6) y los dos molares también se diferencian de este taxón por el mayor desarrollo del extremo mesolingual del M1, el protocono más grácil y el metacónulo más alto del M1, y por el protocono más grácil del M2. La longitud de MNCN 73185 y la talla de MNCN 73187 y MNCN 73188 son cercanas a las del holotipo de Sansan (Fig. 48). El protocono grácil de MNCN 73188 también permite diferenciarlo del M2 de *Pl. antunesi* de Quinta da Farinheira (MN5, Vb), pero la gracilidad de esta cúspide es similar a la del ejemplar de *Pl. conquense* de La Retama (MN5) (MNCN 73197). Las tallas de estos dos M2 son mucho menores que la del diente de Paracuellos 5 (Fig. 48).

Los tres ejemplares de Paracuellos 5 comparten con *Pl. barstowensis* de Barstow (Barstoviense) un lado mesolabial del paracono muy abombado y un parastilo poco desarrollado en el P4, un metacónulo robusto en el M1 y un protocono grácil en el M2. Pero se diferencia de esta especie por tener un M1 con el protocono más grácil, el extremo mesolingual más desarrollado y el metacónulo más alto. La longitud del P4 y las tallas de los M1 y M2 de *Pl. barstowensis* también son más pequeñas (Fig. 48). La dentición del neotipo de *Pl. ursinus* de Santa Fé (AMNH FM 21101) (Barstoviense) proporciona muy poca información, especialmente en la dentición superior, en la que sólo se observa un abombamiento mesolabial importante en el P4, como en MNCN 73185. Además, la longitud de los P4 y la talla de los M1 de este taxón son muy cercanas a la de los dientes estudiados (Fig. 48).

En la carnífera inferior el hipocónido y las cúspides linguales del talónido son bastante altas, como en *Phoberocyon* y *Plithocyon*. Pero difiere del primero por la posición más mesial que ocupa el hipocónido, la menor constricción labial entre el protocónido y el hipocónido, la mayor altura de la muralla lingual del talónido, la inclinación de la cuenca del talónido en sentido distal, y por el mayor tamaño y altura del entocónido frente al entoconúlido. En *Plithocyon*, la talla del molar estudiado es mucho mayor que la de *Pl. bruneti* y las de los tres ejemplares de La Retama (MNCN 73200, MNCN 73196, MNCN 73198) (Fig. 49). En la morfología, los m1 de *Pl. bruneti* tienen un hipocónido más robusto, la constricción labial es importante, las cúspides linguales del talónido están más desarrolladas y la mesial puede ser más pequeña que la distal, y la cuenca del talónido puede inclinarse en sentido distal o mesial. Los dientes de La Retama difieren del estudiado en una constricción labial importante (MNCN 73196) y en un mayor desarrollo de las cúspides linguales del talónido. Por otro lado, la talla se acerca más a *Pl. armagnacensis*, *Pl. antunesi* y *Pl. barstowensis* (Fig. 49). El holotipo de *Pl. armagnacensis* comparte una constricción labial muy débil, pero tiene un hipocónido mucho más robusto y unas cúspides linguales del talónido más desarrolladas. Estos caracteres también se observan en otros ejemplares atribuidos a este taxón como el individuo de Arroyo del Val (MN6) (MNCN 73141-73142) y MNHN.F.Sa 1954-9 de Sansan, y en el holotipo de *Pl. antunesi* de Olival da Suzana (MN5, Vb). El holotipo de *Pl. barstowensis* (AMNH FM 20810) de Barstow y otros ejemplares atribuidos a esta especie (ej; AMNH FM 20813, AMNH FM 20819, AMNH FM 20820), también tienen un hipocónido grácil y una constricción labial débil, pero las cúspides linguales del talónido están más desarrolladas. Los m1 de *Pl. ursinus* están muy desgastados, pero el lado labial está más abombado a diferencia de la ligera constricción en MNCN 73186. Teniendo en cuenta la edad de Paracuellos 5 (MN6), lo más plausible es

considerar a los cuatro ejemplares como *Plithocyon* aff. *armagnacensis*, debido a las diferencias que presenta con este taxón.

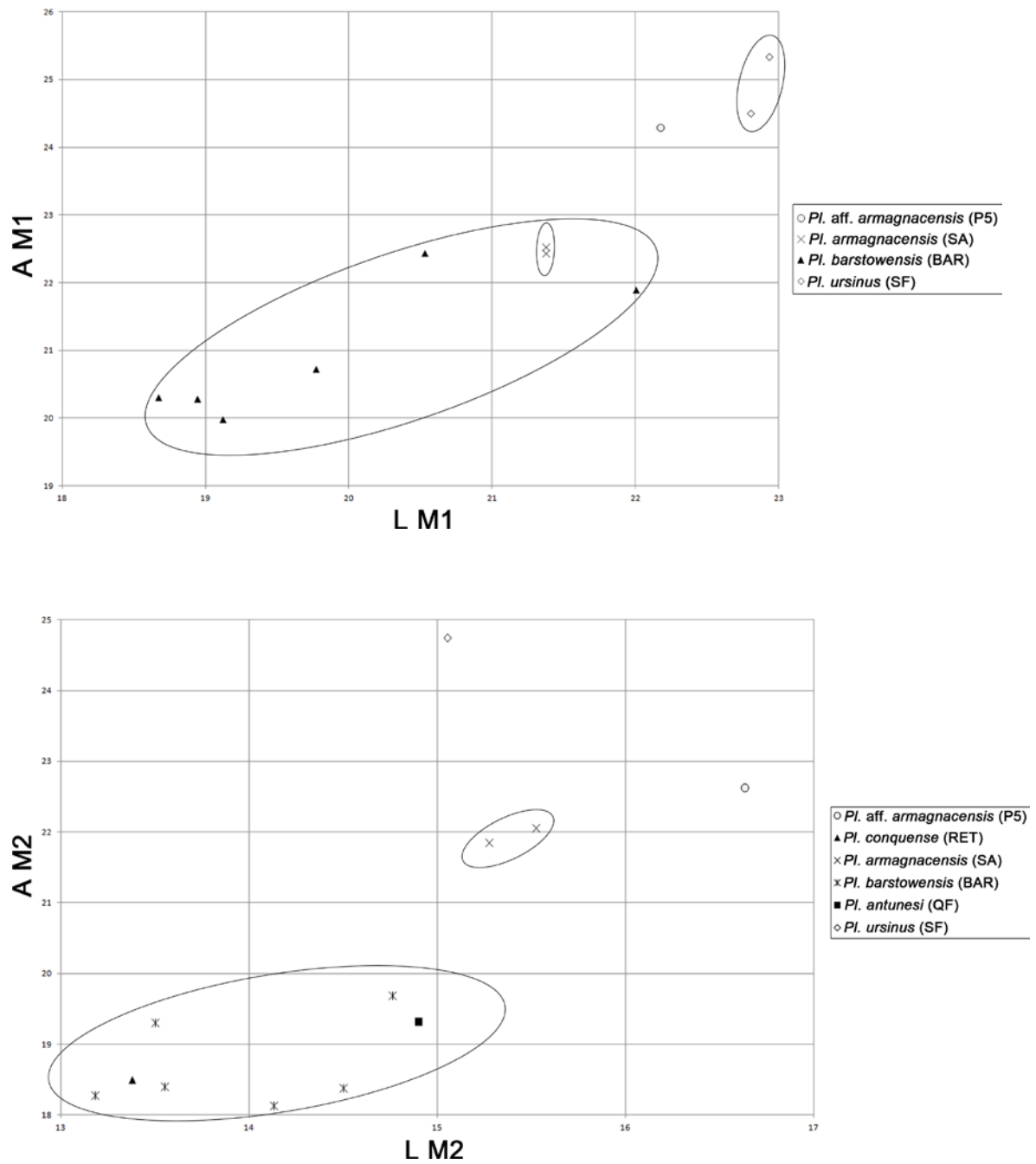


Fig. 48. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de Paracuellos 5. Abreviaturas; **BAR**, Barstow; **P5**, Paracuellos 5; **QF**, Quinta da Farinheira; **RET**, La Retama; **SA**, Sansan; **SF**, Santa Fé. Medidas empleadas en la Tabla S11 (ver material suplementario).

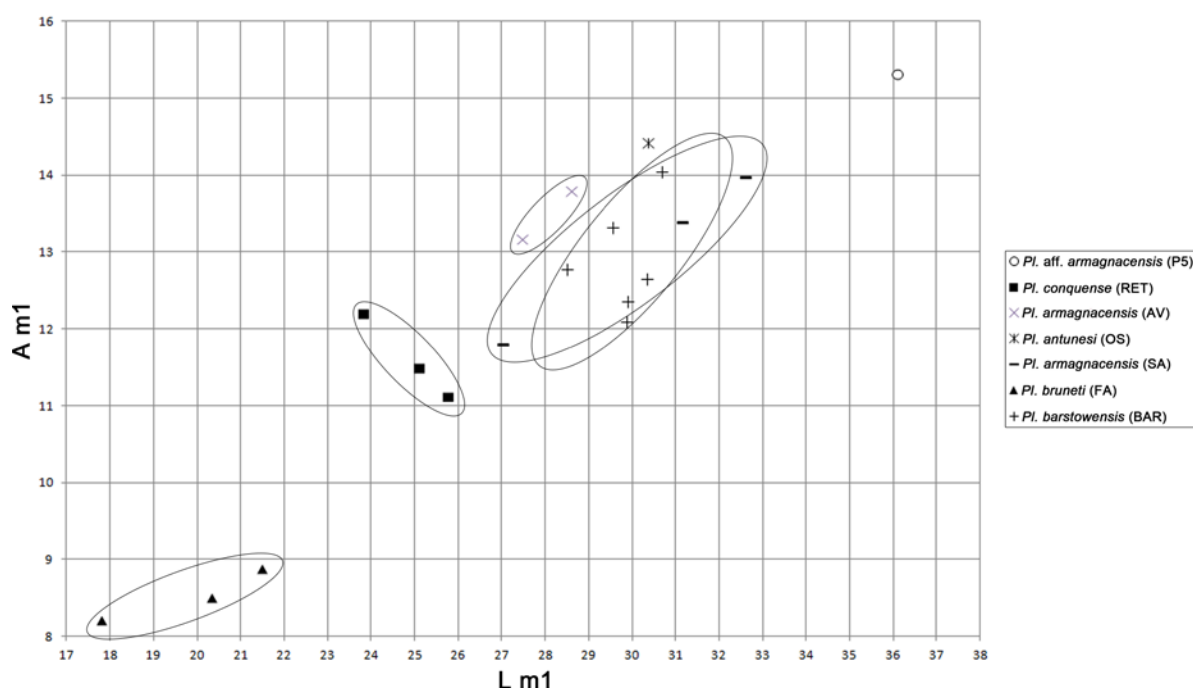


Fig. 49. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Paracuellos 5. Abreviaturas: **AV**, Arroyo del Val; **BAR**, Barstow; **FA**, Faluns d'Anjou; **OS**, Olival da Suzana; **P5**, Paracuellos 5; **RET**, La Retama; **SA**, Sansan. Medidas empleadas en la Tabla S12 (ver material suplementario).

Hemicyon sp.

Yacimiento: El Cañaveral, Madrid

Edad: MN5 (zona local E, Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición superior aislada: **M1:** CAÑ-65 (izdo.); **M1 y M2 asociados:** CAÑ-663 (izdo.); **M1:** CAÑ-1229 (izdo.). Medidas (en mm): M2 (CAÑ-663)=15,76* x 21,36; M1 (CAÑ-1229)= x 24,14*

Descripción

M1 (CAÑ-65) (Fig. 50.3): el esmalte está muy corroído, y falta todo el lado labial y gran parte del lado distal del diente. El paracono es más alto que el metacono. En el lado distal del paracono y el mesial del metacono se observan unas crístidas bastante deterioradas. En la crista media se observa un metacónulo mucho más alto y más robusto que el protocono, pero estas dos cúspides y la crista media se conservan mal. La preprotocrista forma un arco grande, en su ascenso hacia la zona mesolabial del diente y la postmetaconulocrista se une al lado distal, ligeramente oblicua y en sentido distolabial. El lado mesial y el extremo mesolingual

están deteriorados. En este extremo se observa un cóngulo bien definido, que aumenta considerablemente su espesor hacia la región distal. En este punto hay un hipocono alto.

M1 y M2 asociados (CAÑ-663) (Fig. 50.2): al M1 le falta toda la zona labial, y gran parte de los lados mesial, distal y del extremo mesolingual. En la crista media se observa un protocono muy bajo y grácil, y un metacónulo muy alto y robusto. La preprotocrista forma un arco grande, en su ascenso hacia la región mesolabial del diente, mientras que la postmetaconulocrista es más corta, se conserva peor, y se une al extremo distal ligeramente oblicua y en sentido distolabial. A lo largo del lado lingual hay un cóngulo bien definido, que se engrosa considerablemente y está más deteriorado hacia la región distal.

El M2 tiene una talla similar a la del M1 y su contorno es arriñonado. Falta todo el lado labial y distal del metacono. El paracono está rodeado por un cóngulo bien definido y bastante desarrollado, al que se une la crista mesial del paracono. De esta cúspide desciende una segunda crista distal, que contacta con la mesial del metacono. El paracono es más alto que el metacono. El ápice del paracono está deteriorado y toda la cúspide está atravesada por una fractura. El metacono está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono. La crista media está muy mal conservada, pero aún se intuye el gran arco de su rama mesial, al ascender hacia el extremo mesolabial del diente, y la rama distal más corta que se une perpendicularmente al extremo opuesto. Los extremos meso- y distolingual son las zonas más deterioradas de la región lingual del diente y en la zona distal destaca un engrosamiento importante. Bajo la corona hay una raíz lingual bastante ancha.

M1 (CAÑ-1229) (Fig. 22.3): a este diente le falta todo el lado mesial, y gran parte del lado labial y distal. El metacono se conserva mejor que el paracono, ambos son cónicos y el paracono es más alto que el metacono. El metacono es rodeado por una pequeña porción labial del diente. De cada cúspide descienden una crista mesial y otra distal. En la crista media se observa un protocono muy bajo y un poco deteriorado, y en la parte distal destaca un metacónulo muy alto y robusto. La preprotocrista se conserva peor que la postprotocrista y asciende hacia la región mesolabial. La postprotocrista queda interrumpida por una fractura importante, que desplaza en sentido distal al metacónulo. La postmetaconulocrista se une al lado distal de forma ligeramente oblicua y en sentido distolabial. En la región distolingual se conserva parte de un cóngulo bien definido y muy engrosado. En este punto hay un hipocono bajo.

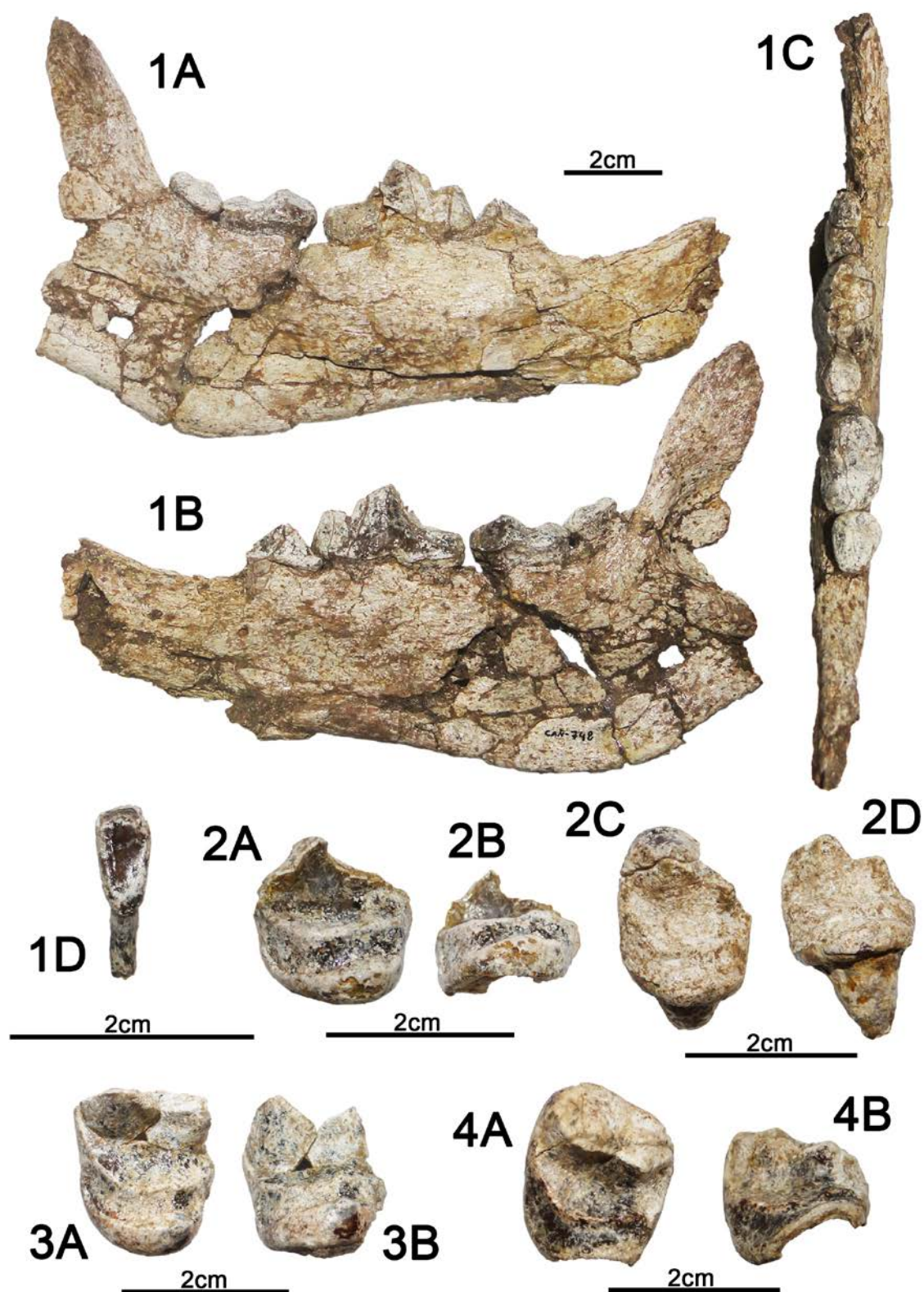


Fig. 50. Restos fósiles de El Cañaveral (Madrid). **1**, CAÑ-748, hemimandíbula izquierda de *Hemicyonidae* indet.: **1A**, vista lingual; **1B**, vista labial; **1C**, vista oclusal; **1D**, vista lingual del posible i2. **2**, CAÑ-663, M1 y M2 izquierdos de *Hemicyon* sp.: **2A**, vista oclusal del M1; **2B**, vista lingual del M1; **2C**, vista oclusal del M2; **2D**, vista lingual del M2. **3**, CAÑ-65, M1 izquierdo de *Hemicyon* sp.: **3A**, vista oclusal; **3B**, vista lingual. **4**, CAÑ-635, M2 izquierdo de *Hemicyonidae* indet.: **4A**, vista oclusal; **4B**, vista lingual.

Discusión

El molar CAÑ-65 muestra una superficie oclusal bastante alargada y estrecha, similar a la de los dientes homólogos de hemiciónidos. Aunque la crista media no se conserva bien, el patrón basado en un metacónulo mucho más alto y robusto que el protocono recuerdan a *Hemicyon*. Sin embargo, los caracteres que permiten inferir diferencias a nivel de especie: inclinación de los lados mesial y distal; y el desarrollo del extremo mesolingual. No pueden ser comparados. De este modo, el M1 de El Cañaveral se ha clasificado como *Hemicyon* sp. .

Los molares de CAÑ-663 y CAÑ-1229 también se han considerado de hemiciónidos por sus superficies oclusales significativamente alargadas y estrechas. El patrón de las cúspides de la crista media de los M1 basado en, un protocono muy bajo y grácil (visto en CAÑ-663), y un metacónulo muy alto y robusto, recuerdan bastante a los dientes homólogos atribuidos a *H. sansaniensis* [ej; M1 de La Retama (MN5) (MNCN 73202), el maxilar de Sansan (MN6) (SAN 347) (Ginsburg, 1961, Pl. VII, Fig. 2) y el maxilar de Simorre (MN6) (SIM 1995 29) (Gervais, 1859, Pl. 81, Fig. 9)], *H. stehlini* y *H. gargan*. Sin embargo, la mala conservación de los lados mesial, distal y extremo mesolingual en estos dos molares, impide conocer caracteres importantes que permitirían relacionarlos con alguna de estas tres especies. La crista media del M2 de CAÑ-663 está muy deteriorada y no aporta ninguna información. Por ello, estos dos especímenes de El Cañaveral se han clasificado como *Hemicyon* sp.

Plithocyon sp.

Yacimiento: Carpetana, Madrid

Edad: MN6 (zona local F, Aragoniense superior, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: CRP 08/17/5830: fragmento de hemimandíbula derecha. Individuo adulto. Consta de p4-m3. Medidas (en mm): m3=15,85* x

Descripción

Fragmento de hemimandíbula (CRP 08/17/5830) (Fig. 60.4): la rama horizontal está muy mal conservada, pero en la región laterocaudal destaca una fosa premasetérica que se extiende, al menos, hasta el talónido del m1. Las raíces mesial y distal de los tres molares quedan expuestas, y en m3 están fusionadas.

El p4 está muy fracturado y deformado. La ladera mesial está muy deteriorada, pero en la distal, y cerca del ápice, se conserva parte de una crístida. En la zona mesolingual se observa un cingulo bien definido y en la parte distolingual destaca una crístida. Bajo la corona se observan sus raíces mesial y distal, donde la primera es la mejor conservada.

En los tres molares, el lado labial está mucho mejor conservado que el lingual. En el lado labial del m1, entre el protocónido y el inicio del talónido, se observa una pequeña faceta de desgaste que afecta a un cúngulo bien definido. En el extremo distal de la cuenca del talónido se conserva una crístida en su parte labial y lingual. En el lado labial del m3 hay un protocónido con una faceta de desgaste grande y con una porción de su crístida distal. En el lado lingual se conserva parte del metacónido y de su crístida labial.

Discusión

A pesar de la mala conservación de los dientes de este individuo, la rama mandibular horizontal presenta una fosa premasetérica, que permite considerarlo como un hemiciónido. Dentro de este grupo, el p4 conserva parte de una crístida distolingual, que sólo se ha visto en ejemplares atribuidos al género *Plithocyon*, como MNCN 73200 de La Retama (MN5) o la hemimandíbula con p4-m2 de Olival da Suzana (MN5, Vb). El holotipo de *Pl. armagnacensis* de Sansan (MN6) (MNHN.F.Sa 244-246) (Filhol, 1891, Pl. VII y IX; Ginsburg, 1961, Pl. VI), carece de este premolar pero al igual que en CRP 08/17/5830 y los especímenes de La Retama y Olival da Suzana, la fosa premasetérica se extiende rostralmente hasta el m1. Por ello el individuo de Carpetana fue clasificado como *Plithocyon* sp.

Hemicyoninae indet.

Yacimiento: El Cañaveral, Madrid

Edad: MN5 (zona local E, Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: CAÑ-201: cráneo con basicráneo mal conservado. Individuo adulto. Consta de C y P2-M2 en el lado izdo., y un M1 en el lado dcho. Las hemimandíbulas CAÑ-688 y CAÑ-789 probablemente pertenezcan al mismo individuo que CAÑ-201. CAÑ-688: hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de c, i3, p2-p3, m1-m3. CAÑ-789: hemimandíbula derecha. Individuo adulto. Consta de c y p2-m2. CAÑ-290: fragmento de hemimandíbula derecha. Consta de un fragmento de un posible i3, p4, fragmento de m1 y un m2. CAÑ-496: fragmento de hemimandíbula izquierda. ¿Individuo adulto?. Consta de talónido de m1 y un m2. Medidas realizadas en la Tabla 9.

Descripción

Cráneo (CAÑ-201) (Fig. 51): el hocico es alargado, con el canino bastante alejado del P4 en el lado izquierdo. Los huesos nasales son largos y estrechos, pero se desconocen sus límites rostral y caudal. Los huesos frontales tienen una extensión importante hacia la región caudal

del cráneo y su mayor anchura se encuentra a la altura de las órbitas. En este punto destacan un par de apófisis cigomáticas del hueso frontal pequeñas y bastante proyectadas lateralmente. La apófisis derecha está mejor conservada. Caudal a la apófisis izquierda, aún se conserva parte de la línea temporal que delimita al hueso frontal. El foramen infraorbitario se sitúa a la altura de la raíz mesial del P4. La parte rostral del arco cigomático tiene su origen en el M2. El límite rostral de la órbita izquierda se sitúa a la altura del M1. La muralla caudal del maxilar en la que inserta este molar es bastante amplia y vertical. La cresta sagital está muy deteriorada. En vista ventral, la serie dental describe un recorrido sigmoidal, donde la anchura del maxilar aumenta hacia la región de los molares. El M1 y M2 izquierdos insertan en una pequeña porción conservada del hueso palatino, la cual, se une caudalmente a la rama del hueso pterigoideo. En esta última sólo se conservan dos fragmentos. En el basicráneo aún se observa parte del proceso postglenoideo izquierdo, que se inclina en sentido rostral, englobando a una fosa glenoidea grande y somera. Bajo una expansión importante de la cresta temporal izquierda, hay un proceso mastoideo muy deteriorado, pero de grandes dimensiones e inclinado en sentido rostral.

El C es un diente robusto y curvado en sentido distal. Las porciones conservadas de esmalte indican que éste es liso, pero no se pueden reconocer otras estructuras. El ápice de la corona presenta una faceta de desgaste importante e inclinada mesialmente. Entre este diente y el P2 izquierdo se desconoce si hubo un P1.

El P2 es alargado mesodistalmente. La corona es baja. El lado labial está muy abombado y bastante deteriorado en su base. La ladera mesial y distal también está deterioradas y en ellas no se reconoce ningún elemento. El P3 está separado del P2 por un diastema pequeño. También es alargado mesodistalmente y su contorno oclusal es elíptico. Aunque el esmalte está mucho más corroído que en el P2, aún se intuye un lado labial más abombado que el lingual. El P4 está muy deteriorado y sólo se conserva parte del esmalte lingual que rodea al protocono. Esta cúspide ocupa una posición retrasada.

El M1 es subrectangular y en ambos lados está muy mal conservado. En el lado labial destacan dos grandes superficies de desgaste circulares del paracono y del metacono. En el diente izquierdo se observa parte de un cingulo labial bien definido que rodea al paracono. El molar izquierdo conserva bien el esmalte en su zona mesial, pero en ninguno de los dos dientes se reconocen más elementos.

El M2 tiene un tamaño cercano al del M1 y también está muy deteriorado. A partir de las dos grandes facetas circulares del lado labial, se intuye el mayor desarrollo del paracono, con respecto al metacono.

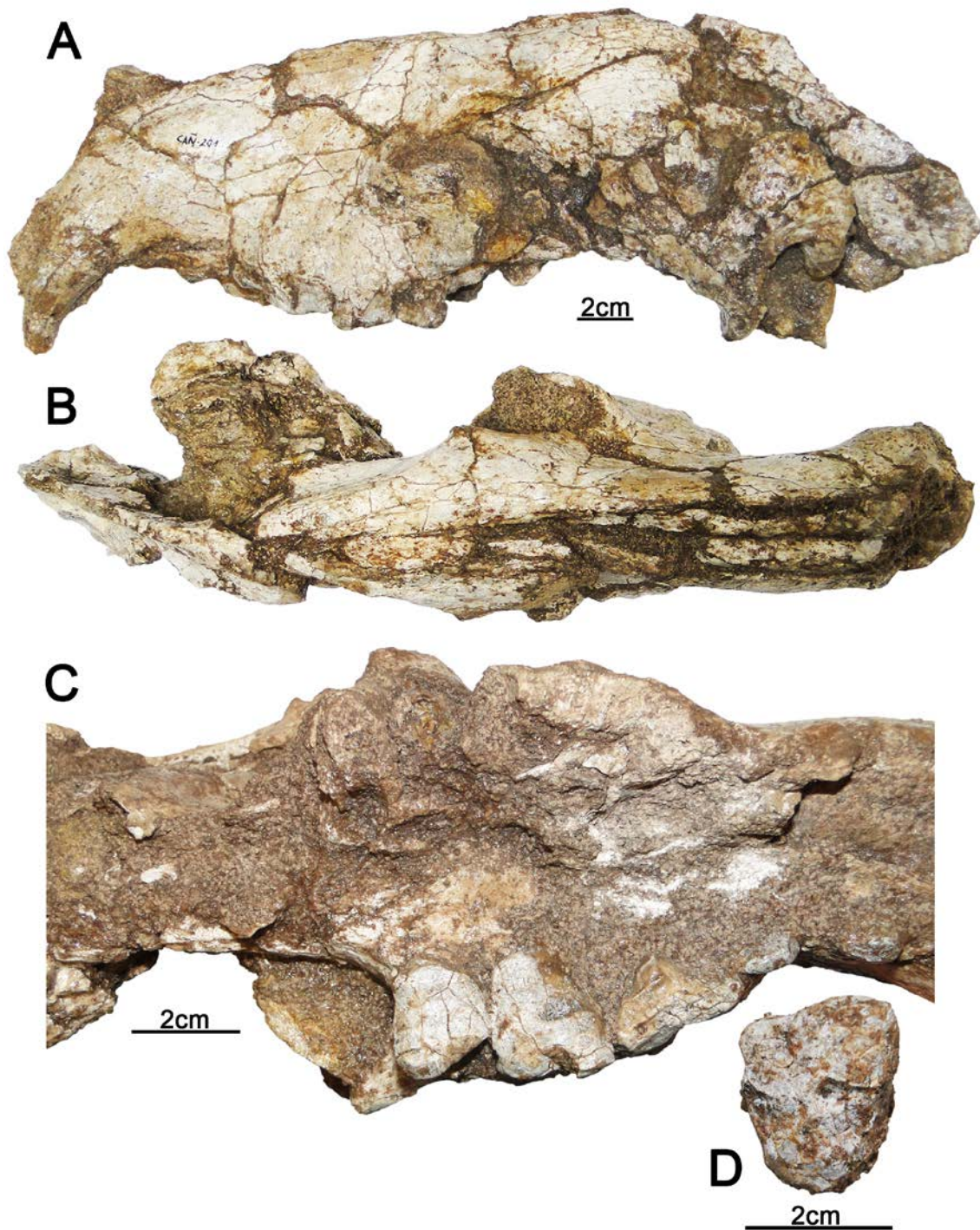


Fig. 51. CAÑ-201, cráneo de Hemicyoninae indet. de El Cañaveral (Madrid): **A**, vista lateral; **B**, vista dorsal; **C**, vista ventral de la región del maxilar; **D**, vista oclusal del M1 derecho.

Hemimandíbulas [CAÑ-688 (Fig. 52), CAÑ-789 (Fig. 53)]: la rama horizontal es baja, pero gana importancia hacia el m3 y el perfil lateral es curvado. El borde ventral es convexo. El mentón está un poco marcado. La zona rostral está muy fracturada y desplazada (CAÑ-789) o falta gran parte de ésta (CAÑ-688). En este punto CAÑ-789 presenta dos forámenes, uno dorsal y otro ventral de mayor tamaño, mientras que en CAÑ-688 sólo se conserva uno ventral. En la cara lateral de CAÑ-789 se observan tres forámenes mentonianos, dos pequeños a la altura del p2 y

uno más grande bajo el p3. En CAÑ-688 hay uno grande y profundo a la altura del p2. En vista medial, la sínfisis tiene una superficie muy rugosa, que se prolonga caudalmente hasta el p2. En la región laterocaudal destaca una fosa premasetéica, cuyo desarrollo aumenta hacia el m3 y se extiende rostralmente hasta el m1. El borde inferior que rodea a esta fosa es fino y está muy poco proyectado lateralmente. En vista medial y hacia la zona caudal, este borde presenta una protuberancia importante en la que inserta el músculo *digastricus*, pero su extensión rostral se desconoce.

La fosa premasetéica invade a una fosa masetéica ancha, en la que inserta el músculo *zygomaticomandibularis*. Ambas fosas están separadas por una cresta grande y oblicua, cuyo eje se prolonga rostralmente hacia el borde distal del m3. El extremo caudal de esta cresta se une a otra más pequeña, pero bastante pronunciada, que recorre el proceso angular y en la que insertan los músculos *masseter*. En CAÑ-789 el proceso angular está mejor conservado y se prolonga más caudalmente que el proceso articular, el cual, se encuentra por encima del alveolo del m3. En CAÑ-688, el proceso articular se conserva mejor y en ambos ejemplares se observa como su altura aumenta hacia su extremo medial. En vista medial y entre ambos procesos, CAÑ-688 presenta un foramen mandibular grande y profundo. En la rama ascendente de ambos ejemplares destaca una zona amplia y ligeramente deprimida, para el músculo *temporalis profundus*. A la rama ascendente le falta gran parte de el proceso coronoides y su borde rostral desciende lateralmente hacia el m3, dejando una zona medial amplia. En vista oclusal, la serie dental describe una recorrido sigmoidal.

El c es un diente robusto. La corona se inclina en sentido distolingual, es de sección ovalada y presenta multitud de fracturas. En la base de la corona de CAÑ-789 se observa una porción pequeña de la carena mesolingual. El i3 sólo conserva la mitad labial de la corona y de una raíz bastante alta y recta. La corona está inclinada en sentido lingual y el esmalte es liso. En vista labial, se observa una cúspide grande que está separada por un pequeño surco, de otra cúspide de menor tamaño y más proyectada en sentido distal. Los ápices de ambas cúspides no se conservan.

El p2 es elíptico y alargado mesodistalmente. La corona es baja. El lado labial es ambombado, mientras que el lingual es más cóncavo. De la cúspide principal descienden una crístida mesolingual y otra distal bastante deterioradas. Este diente está separado del alveolo de p1 y del p3, por dos diastemas más estrechos que el que separa el c del alveolo de p1. El esmalte está muy corroído, pero en el diente izquierdo conserva parte del esmalte en su zona mesolabial.

El p3 tiene la misma forma que el p2, pero es más grande. Los p3 de ambos lados tienen la corona muy deteriorada, pero en el diente izquierdo aún se conservan pequeñas porciones de esmalte. De la cúspide principal descienden una crístida mesolingual y otra distal bastante deterioradas. La crístida distal del diente derecho se conserva relativamente bien, y en ella no se observa ninguna cúspide accesoria. El diastema que separa a este diente del p4 es mucho más estrecho que los anteriores.

El p4 se conserva en CAÑ-789 y en CAÑ-688 sólo hay dos alveolos. Su contorno es alargado y elíptico, según el eje mesodistal, y es mucho más grande que los dos dientes anteriores. El lado labial es mucho más abombado que el lingual y en este último, hay un

cíngulo bien definido en la región distal, formando una protuberancia importante. De la cúspide principal descienden una crístida más mesial que en los otros dos premolares y otra distal peor conservada. La zona distolingual está muy deteriorada.

Los m1 de ambos ejemplares están muy fracturados y el esmalte se conserva mejor en CAÑ-688. Este diente es elíptico y alargado mesodistalmente, con el extremo mesial mucho más estrecho que el distal. El paracónido tiene una faceta de desgaste grande, está un poco desplazado y su ladera mesial se inclina distalmente. En vista oclusal, está ligeramente girado hacia el lado lingual, describiendo un recorrido sigmoidal con el resto de cúspides del trigónido. El ápice del protocónido tiene una faceta de desgaste importante, inclinada en sentido distolabial. Las laderas mesial y distal de esta cúspide están muy deterioradas. El metacónido está bastante desarrollado y separado del protocónido por una pequeña hendidura. Esta cúspide se sitúa en posición distal, con respecto al protocónido, y en ambos dientes está desgastado en sentido distolabial. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=25,63^*$ mm y $L_{tal}=11,42^*$ mm, CAÑ-688; ($L_{tri}=25,99^*$ mm y $L_{tal}=11,43^*$ mm; CAÑ-789). En el lado labial del talónido destaca una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolabial. La muralla lingual es alta y el lado lingual está muy deteriorado. La cuenca del talónido es somera y se inclina en sentido distal. La crístida que la rodea distalmente está mal conservada en los dos ejemplares.

El m2 es más corto que el m1, pero su contorno también es elíptico y alargado, según el eje mesodistal. El lado labial está más tendido que el lingual. En CAÑ-688, la corona está peor conservada, faltando gran parte de los bordes mesolabial y distolingual. El protocónido presenta una faceta de desgaste más grande que la del metacónido e inclinada en sentido mesolabial, mientras que la del metacónido lo está distolingualmente. Ambas cúspides quedan flanqueadas por una cuenca mesial y otra distal someras. El extremo mesolingual de los dos molares está muy deteriorado. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido muy mal conservado, al igual que el lado lingual del talónido. En la zona distal del m2 izquierdo aún se observa cómo la unión de la crístida lingual y la crístida distal del hipocónido cierran a la cuenca. La cuenca del talónido de CAÑ-688 se inclina en sentido distal.

El m3 es mucho más pequeño que los dos anteriores y su contorno es subtriangular, ya que se estrecha considerablemente hacia la región distal. El lado labial está muy tendido y mejor conservado que el lingual. El protocónido está muy desgastado en sentido mesolingual y el metacónido está muy fracturado. En el talónido sólo se observa una cuenca somera. Bajo la corona, el diente sólo tiene una raíz que está mejor conservada en su lado lingual.

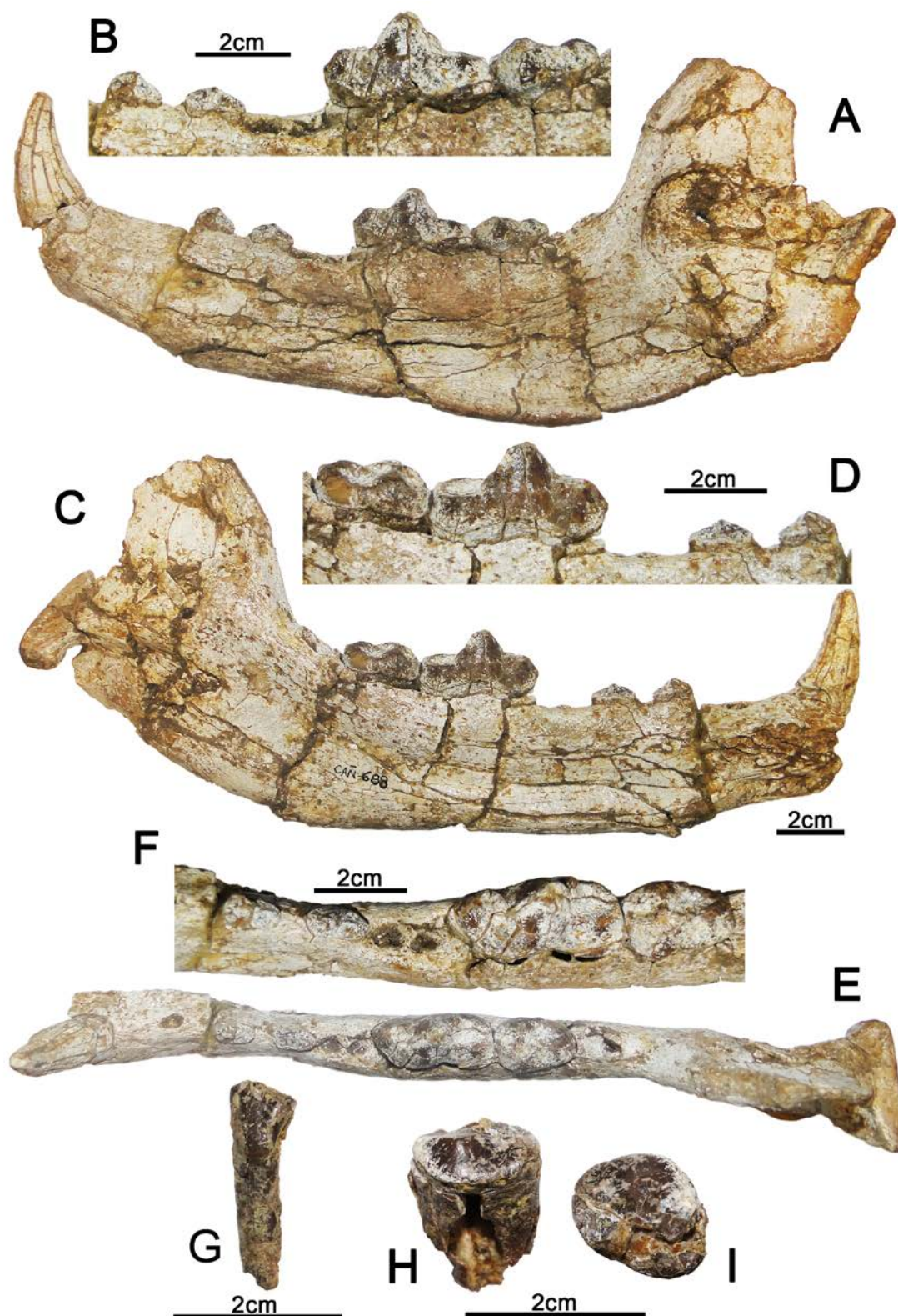


Fig. 52. CAÑ-688, hemimandíbula izquierda de Hemicyoninae indet. de El Cañaveral (Madrid): **A**, vista labial; **B**, vista labial en detalle de la dentición; **C**, vista lingual; **D**, vista lingual en detalle de la dentición; **E**, vista oclusal; **F**, vista oclusal en detalle de la dentición; **G**, vista labial del i3 izquierdo (cúspide principal en el extremo izquierdo, cúspide secundaria en el extremo derecho); **H**, vista labial del m3; **I**, vista oclusal del m3.

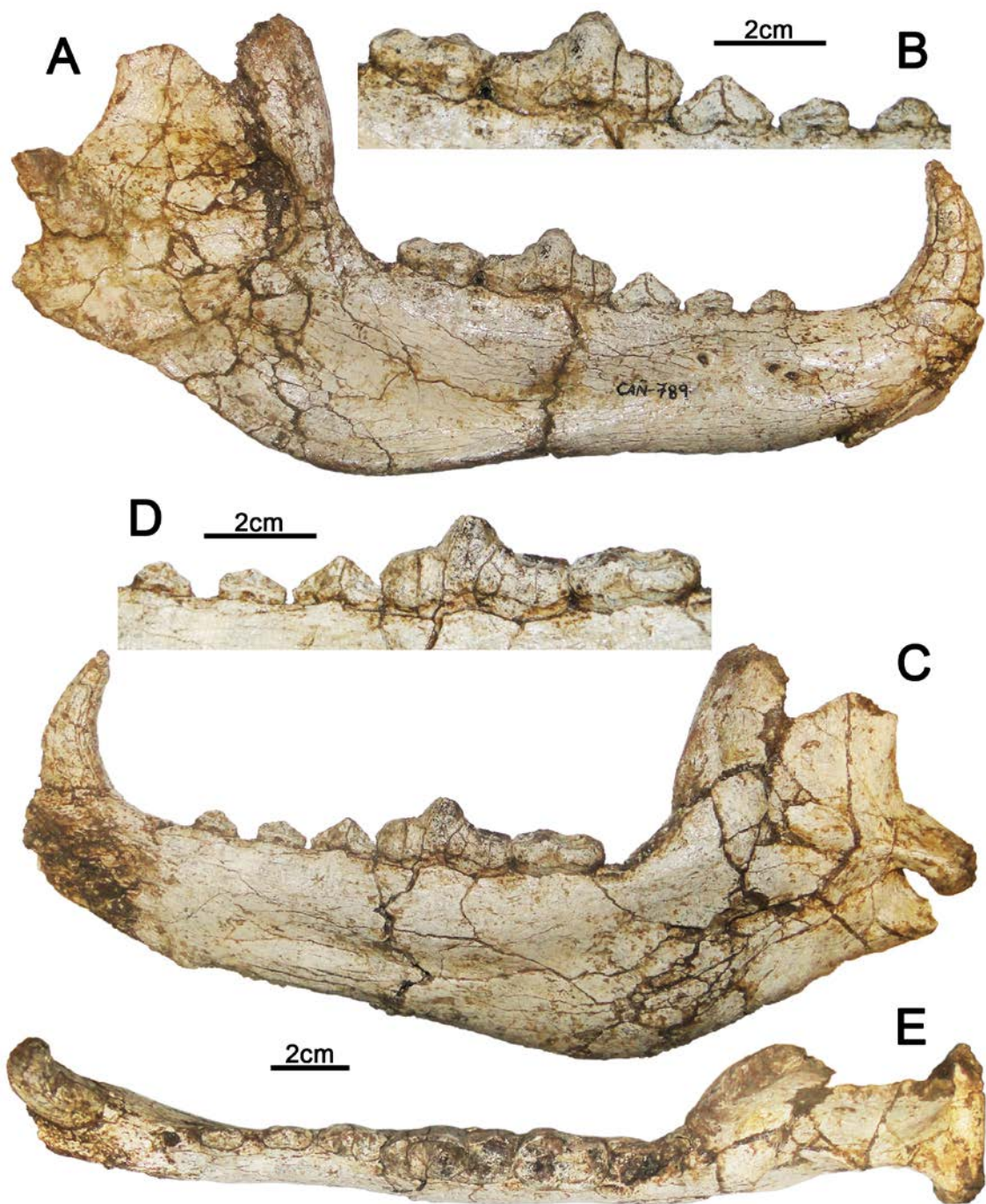


Fig. 53. CAÑ-789, hemimandíbula derecha de Hemicyoninae indet. de El Cañaveral (Madrid): **A**, vista labial; **B**, vista labial en detalle de la dentición; **C**, vista lingual; **D**, vista lingual en detalle de la dentición; **E**, vista oclusal.

Fragmento de hemimandíbula (CAÑ-290) (Fig. 54): consiste en dos fragmentos óseos pequeños, uno muy fracturado y deformado en el que sólo se identifican alveolos de varios dientes. Y otro en el que se encuentra insertado un p4, y un alveolo para el p3.

En el i3 sólo se conserva la mitad labial. En ella se reconoce parte de una cúspide mesial grande y otra distal más pequeña. La cara labial es convexa, de contorno ovalado y el esmalte de la corona está muy corroído, salvo pequeñas porciones en la cúspide distal.

En el p4 la corona está fragmentada y desplazada a lo largo de su parte media, y toda su zona mesial está incluida en la rama mandibular. Su esmalte se conserva mejor en el lado labial. La mitad distal de la cara lingual es cóncava. De su ápice descienden una crístida mesial y otra distal. La zona distolingual está muy mal conservada. No hay cúspide distal accesoria.

Del m1 sólo se conserva la mitad lingual del trigónido, cuyo esmalte se encuentra relativamente bien conservado. El paracónido es la cúspide peor conservada del trigónido. El protocónido y el metacónido están separados por una hendidura pequeña. El metacónido está bastante desarrollado.

El m2 es alargado y elíptico mesodistalmente, y los extremos mesial y distal son redondeados. El esmalte se conserva bien salvo en la cuenca del talónido y en el extremo distal, y falta gran parte de la zona mesolabial. Está fracturado a lo largo de las dos cúspides principales del trigónido y la mitad mesial está bastante girada en sentido labial. El talónido también presenta fracturas, pero los desplazamientos son mucho menores. El lado labial está más tendido que el lingual. El protocónido y metacónido están flanqueados dos cuencas someras. La crístida que rodea a la cuenca del trigónido está mal conservada. El hipocónido y el lado lingual del talónido están muy deteriorados. La crístida distal del hipocónido cierra a la cuenca el talónido.

Fragmento de hemimandíbula (CAÑ-496) (Fig. 55.1): el fragmento de hueso en el que inserta el m1 está muy fracturado y deformado.

El m1 sólo conserva su mitad distal. El lado lingual está muy deteriorado y en el labial se observa un cingulo bien definido y muy poco proyectado distalmente. El extremo distal es redondeado y ligeramente oblicuo en sentido distal. El metacónido tiene su parte lingual muy fragmentada y está bastante desplazado de su posición original. Su ápice está relativamente bien conservado. Esta cúspide está bastante desarrollada. La cuenca del talónido es somera, y sus zonas distal y lingual están muy mal conservadas. En el lado labial destaca un hipocónido grácil y su ápice está deteriorado.

En el m2, la zona distolabial es la única que conserva relativamente bien el esmalte, mientras que en el resto del diente está corroído y a lo largo del lado lingual falta gran parte de la corona. La cara labial está mucho más tendida que la lingual y en el extremo mesolabial aún se conserva una pequeña porción de un cingulo bien definido. El contorno es elíptico y alargado mesodistalmente. El borde mesial es redondeado y se conserva mejor que el distal. Aunque el ápice del protocónido está un poco deteriorado, es más alto que el metacónido. Este último está ligeramente desplazado en sentido distal, con respecto al protocónido. La ladera lingual del protocónido y la labial del metacónido se conservan mal, y el contacto entre ellos divide al diente en dos cuencas someras.

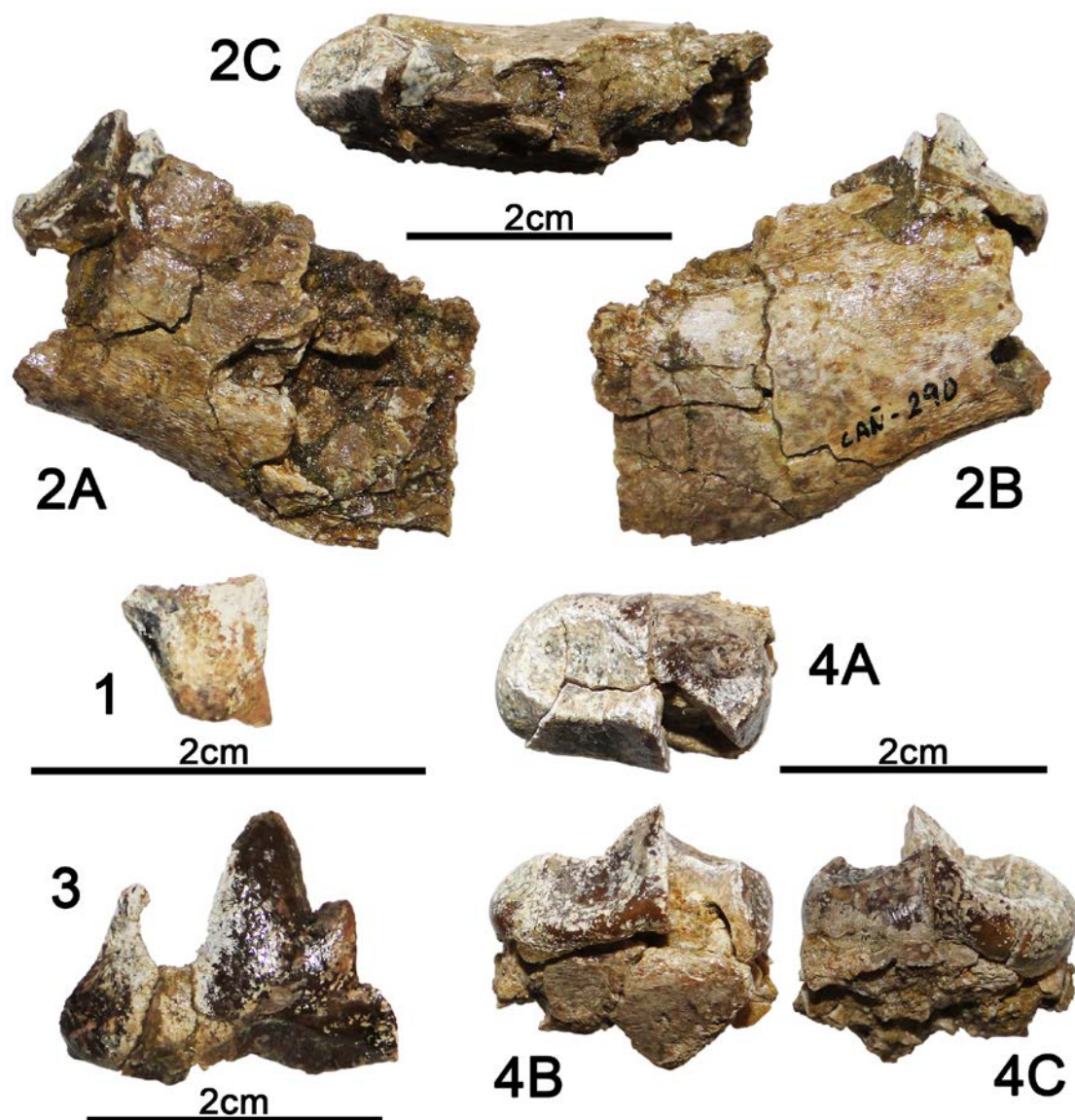


Fig. 54. Restos fósiles de Hemicyoninae indet. de El Cañaveral (Madrid). CAÑ-290, fragmento de hemimandíbula derecha: **1**, vista labial del i3 (cúspide principal en el extremo derecho, cúspide secundaria en el extremo izquierdo); **2A**, vista labial del p4; **2B**, vista lingual del p4; **2C**, vista oclusal del p4; **3**, vista lingual del m1; **4A**, vista oclusal del m2; **4B**, vista labial del m2; **4C**, vista lingual del m2.

La crístida que rodea a la cuenca del trigónido está muy deteriorada en la región mesolingual. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido grácil, con su ápice y parte de la ladera mesial deteriorados. Su crístida distal cierra a la cuenca del talónido. Esta se inclina en sentido distal. El lado lingual está muy mal conservado y en él no se reconoce ningún elemento.

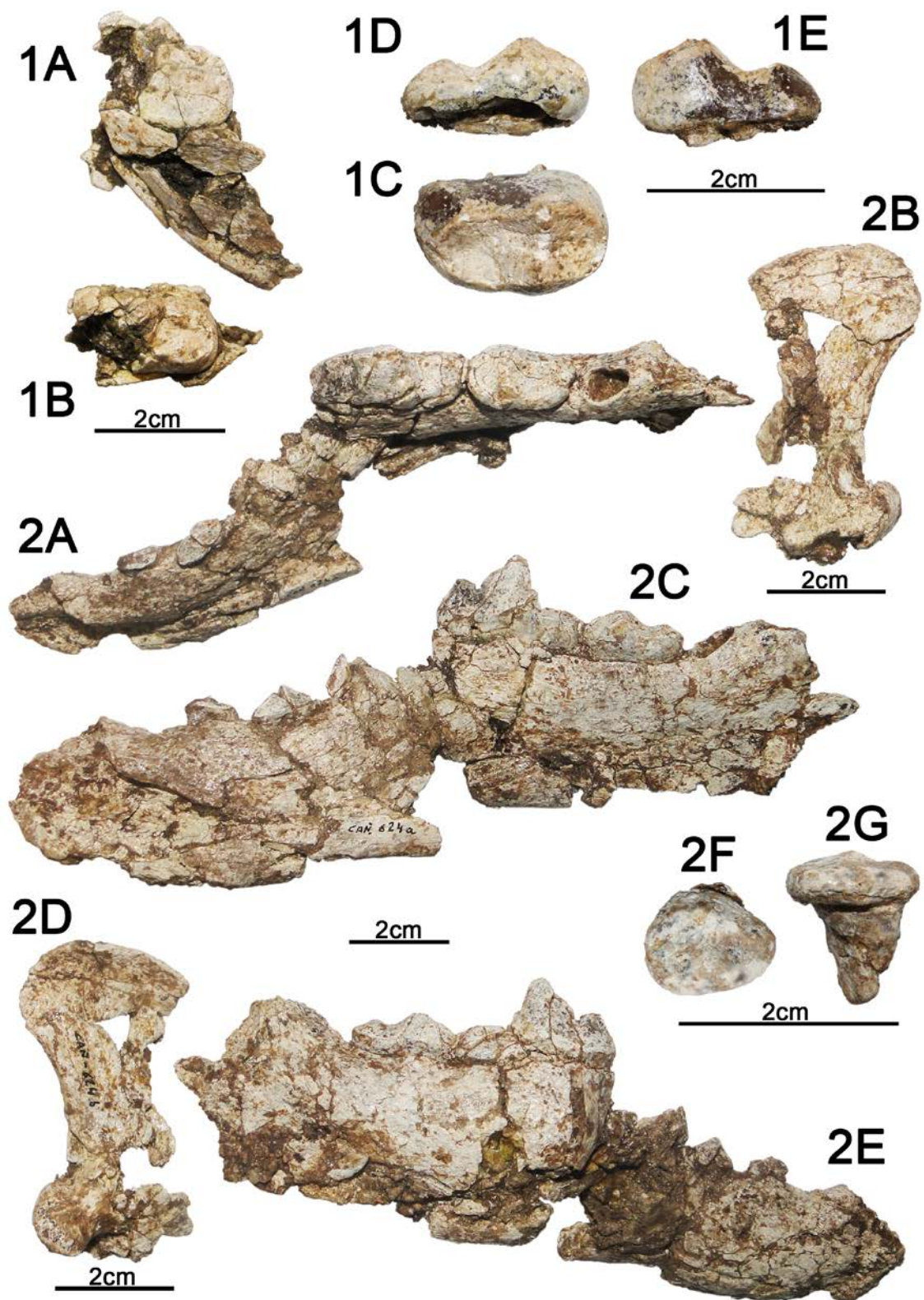


Figura 55. Restos fósiles de El Cañaveral (Madrid). 1, CAÑ-496, fragmento de hemimandíbula izquierda de Hemicyoninae indet.: **1A**, vista labial del m1; **1B**, vista oclusal del m1; **1C**, vista oclusal del m2; **1D**, vista lingual del m2; **1E**, vista labial del m2. 2, CAÑ-624: hemimandíbula derecha de Hemicyonidae indet.: **2A**, vista oclusal; **2B**, vista lingual del fragmento caudal; **2C**, vista lingual; **2D**, vista labial del fragmento caudal; **2E**, vista labial; **2F**, vista oclusal del m3; **2G**, vista lingual del m3.

Especímenes	P2	P3	M1	M2	LP4+M1	LP4-M2	LM1+M2
CAN-201 (i)	12,80* x	13,59* x 6,36*	21,24* x 26,23	18,61* x	49,25*	67,94*	39,42*
CAN-201 (d)			21,28* x 26,53*				

Especímenes	A apo. cigo. h. frontal
CAN-201	69,13*

Especímenes	i3	c	p2	p3	p4	m1	m2
CAN-688 (i)	8,32* x	19,60* x 14,13* (h= >30,26)	11,78 x 6,48	13,08 x 6,28		34,81* x 16,33*	23,07* x 15,87*
CAN-789 (d)		19,96* x 14,25* (h= >31)	10,88 x 5,88	12,77 x 5,92	18,05 x 8,95*	34,5* x 14,27*	23,26* x 16,47
CAN-496 (i)							22,16 x 13,61

Especímenes	m3
CAN-688 (i)	16,40* x 13,07*

Especímenes	Acđ	Hcd	Hmdp2	Hmdp4	Hmdm1	Hmdm2	Hmdm3
CAN-688	42,69*	13,9		39,98*	45,23*	52,86*	61,82*
CAN-789	39,46*	14,30*	35,96	38,79	42,96	51,6	61,14*

Especímenes	LCm3	LSD	LSM
CAN-688	146,28*	89,05*	71,09*
CAN-789	140*	86,36*	68,86*

Tabla 9. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior, del cráneo, de la dentición inferior y de las hemimandíbulas de Hemicyonidae del yacimiento de El Cañaveral. Abreviaturas: **A**, anchura; **d**, lado derecho; **h**, altura; **i**, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

Discusión

El individuo CAN-201 (CAN-688, CAN-789) se ha considerado como un hemiciónido por: el protocono de P4 se sitúa en posición retrasada; los molares superiores tienen una superficie oclusal alargada y estrecha; carece de M3; y el metaconido de m1 tiene un desarrollo escaso. La dentición superior está muy mal conservada y no aporta ninguna información.

CAN-688 y CAN-789 difieren de *Phoberocyon* en: la fosa premasetérica se extiende rostralmente hasta el m1; los premolares inferiores carecen de cúspide distal accesoria; la muralla lingual del talónido de m1 es más alta; y la cuenca del talónido de m1 y m2 está más inclinada en sentido distal. Comparte con *Plithocyon* y *Hemicyon* los siguientes caracteres: la fosa premasetérica se extiende rostralmente hasta el m1; los premolares inferiores carecen de cúspide distal accesoria; y la muralla lingual del talónido de m1 es alta. El p4 es más elíptico que en los ejemplares atribuidos a *Plithocyon* como la hemimandíbula MNCN 73200 de La Retama (MN5), la hemimandíbula con p4-m2 de Olival da Suzana (MN5, Vb) o las hemimandíbulas MNCN 73141 y MNCN 73142 de Arroyo del Val (MN6). Desgraciadamente, la zona distolingual del p4 de CAN-789 está muy deteriorada como para descartar la presencia de una crístida, la cual, es propia del género *Plithocyon*. La cuenca del talónido de m1 se inclina en sentido distal como en *Hemicyon* y *Plithocyon*, pero en este último también puede inclinarse en sentido mesial. La mala conservación del talónido del m1 y m2 en el individuo de El Cañaveral tampoco permite distinguirlo de estos dos géneros, por lo que sólo puede ser considerado como Hemicyoninae indet.

Los ejemplares CAÑ-290 y CAÑ-496 se han considerado como hemiciónidos, por el escaso desarrollo del metacónido de m1 y por la similitud morfológica del p4 de CAÑ-290 y de los m2 de ambos individuos, con los dientes homólogos de este yacimiento. El p4 de CAÑ-290 tiene su zona distolingual muy mal conservada como para saber si hubo o no crístida. Sin embargo, este diente carece de cúspide distal accesoria, lo que permite diferenciarlo de *Phoberocyon*, pero no de *Plithocyon* ni de *Hemicyon*. En CAÑ-496, se descarta su atribución a *Phoberocyon* por tener la cuenca del talónido de m2 inclinada en sentido distal y un hipocónido más grácil en este diente. En *Hemicyon* el hipocónido del m1 y m2 también es grácil, sin embargo, la cuenca del talónido del m2 puede inclinarse en sentido mesial o distal. A falta de más elementos reconocibles, estos dos ejemplares de El Cañaveral, solo pueden ser clasificados como Hemicyoninae indet.

Hemicyonidae indet.

Yacimientos: Loranca Arenas, Marqués de Monistrol, La Retama, El Cañaveral, Puente de Vallecas, Carpetana, Alhambra-Túneles

Hemicyonidae indet.

1998-*Phoberocyon hispanicus* Ginsburg y Morales, Figs. 12-13

Yacimiento: Loranca Arenas, Cuenca

Edad: MN2 (zona local Z; Ramblense inferior, Mioceno inferior)

Asignación previa: los ejemplares MNCN 74526 (LO) y MNCN 74519 (LO 955) fueron atribuidos a *Phoberocyon hispanicus* por Ginsburg y Morales (1998, Pág. 83).

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición superior aislada: **P4:** MNCN 74526 (LO) (izdo.); **M2:** MNCN 74518 (LO 1586) (izdo.), MNCN 74519 (LO 955) (dcho.). Medidas (en mm): P4=20,67 x 13,43; M2 (i)=11,60* x 16,48*; M2 (d)=11,91 x 16,49

Descripción

P4 (MNCN 74526) (Fig. 14.3): es un diente alargado mesodistalmente y subtriangular. El lado mesolabial está mal conservado, pero el lado labial es más abombado que el lingual. En la región distolabial hay un cingulo menos desarrollado que el lingual. Ambos cingulos ascienden hacia el extremo distal del diente, el cual, está mal conservado. El cingulo lingual presenta una faceta de desgaste grande y estrecha en su región distal, y en su ascenso hacia el extremo distal de la corona queda interrumpido por otra faceta más pequeña. El paracono y su ladera

distal están muy desgastados y la faceta se inclina en sentido distolingual. En su ladera distolingual se observa otra faceta más pequeña y tenue. De esta cúspide descienden dos cristas, una mesial y otra mesolingual menos desarrollada. El extremo mesial está muy deteriorado. El paracono se separa de la zona distal por una hendidura profunda. En la zona distal sólo se conserva una porción de crista, y todo el lado lingual está afectado por una faceta de desgaste tenue. El ápice y la mayor parte del lado lingual del protocono están muy deteriorados, conservándose parte de su crista mesial. Esta cúspide ocupa una posición media con respecto al paracono y está moderadamente proyectado. Está separado del resto del diente por un estrecho surco longitudinal. Bajo la corona hay tres raíces, donde la mesial es la mejor conservada, seguida de la del protocono.

M2 [MNCN 74518 (Fig. 15.6), MNCN 74519 (Fig. 15.7)]: son subrectangulares y MNCN 74519 presenta un contorno arriñonado. En MNCN 74518 falta gran parte del lado mesolabial del paracono y del lado mesial. En el lado labial destaca un cóngulo importante que rodea al paracono y metacono. El paracono es mucho más grande y más alto que el metacono. Ambas cúspides son cónicas y están separadas por una marca hendidura central. El metacono está bastante desplazado hacia la región lingual, con respecto al paracono, lo que genera una fuerte inclinación del lado labial, en sentido distal. De sus ápices descienden una crista mesial y otra distal, con dos de ellas enfrentadas en la hendidura central y las otras dos unidas al cóngulo. El paracono de MNCN 74518 tiene una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido mesolingual.

La rama mesial de la crista media de MNCN 74518 está bastante borrada y en la rama distal hay una faceta de desgaste importante e inclinada en sentido distolabial. En MNCN 74519, la rama mesial de la crista está deteriorada y en la rama distal hay un metacónulo que también está mal conservado, y cuya robustez se desconoce por la corrosión del esmalte entre las cúspides labiales y la crista media. La rama mesial de la crista media describe un arco grande, en su ascenso hacia la región mesolabial, sin embargo, la rama distal en MNCN 74519 es más corta que la primera y se une ligeramente oblicua, y en sentido distolabial, al extremo distal del diente. El borde lingual es oblicuo (MNCN 74519) o más paralelo (MNCN 74518) al eje mesodistal del diente. En el borde lingual se forma un cóngulo bastante desarrollado. En MNCN 74518, el cóngulo presenta dos facetas de desgaste grandes en la región distal, una mesial inclinada en sentido mesolabial y otra distal inclinada distolabialmente. Esta última, contacta en el lado distal con otra faceta mucho más pequeña y con el mismo sentido de inclinación. En MNCN 74519 el cóngulo está engrosado de manera uniforme a lo largo del lado lingual y en él se observan varias crenulaciones pequeñas. En MNCN 74519, el área entre la crista media y el borde lingual está muy deteriorado. Bajo la corona de MNCN 74518 se conservan las raíces mesolabial y lingual, con la primera mucho más deteriorada. En MNCN 74519 la raíz distolabial se conserva mucho mejor que la mesolabial y la lingual.

Yacimiento: Marqués de Monistrol, Madrid

Edad: MN5 (zona local Db, Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: CMD 248': fragmento de maxilar izquierdo. Individuo adulto. Consta de un fragmento de P3 y P4. CMD 248: fragmento de maxilar izquierdo. Individuo adulto. Consta de M1-M2. Ambos especímenes pertenecen al mismo lado y muestran un estado de conservación similar, por lo que se han considerado de un mismo individuo. Medidas (en mm): P4=23,99* x 15,91*; M2=17,86* x

Descripción

Fragmento de maxilar (CMD 248', CMD 248) (Fig. 56): los dos fragmentos de maxilar están muy mal conservados. Sobre el M2 se observa una pared ósea caudal vertical y ancha, en cuyo extremo medial hay una pequeña tuberosidad maxilar.

Del P3 sólo se conserva la mitad distal y su esmalte lingual prácticamente ha desaparecido. El P4 es un diente alargado mesodistalmente y subtriangular. El paracono ha perdido gran parte del ápice y de su zona mesolingual. Esta cúspide presenta una gran faceta de desgaste lingual, que se extiende hacia la región distal. Entre esta zona y el paracono hay una importante hendidura. El protocono está muy desgastado, ocupa una posición media con respecto al paracono y está muy poco proyectado lingualmente.

En el M1 falta toda la parte labial. El paracono y el metacono presentan unas facetas de desgaste grandes en sentido lingual. Ambas cúspides son cónicas y están separadas por una marcada hendidura central. El extremo mesial del paracono y el distal del metacono están muy deteriorados. La crista media está muy desgastada, especialmente en la parte distal del diente, pero aún se intuye el ascenso de la rama mesial hacia la región mesolabial. Las partes conservadas del lado mesial y distal del diente están bastante inclinadas en sentido distal y mesial, respectivamente. Toda la zona lingual está muy deteriorada y se desconoce el grado de desarrollo que pudo tener el extremo mesolingual.

El M2 tiene un tamaño cercano al del M1, a pesar de faltarle toda la zona labial. El paracono y el metacono son cónicos, y ambos tienen facetas de desgaste grandes, inclinadas en sentido lingual. El patrón de desgaste de la crista media y de la región lingual es similar al del M1, salvo por la peor conservación del extremo mesial.

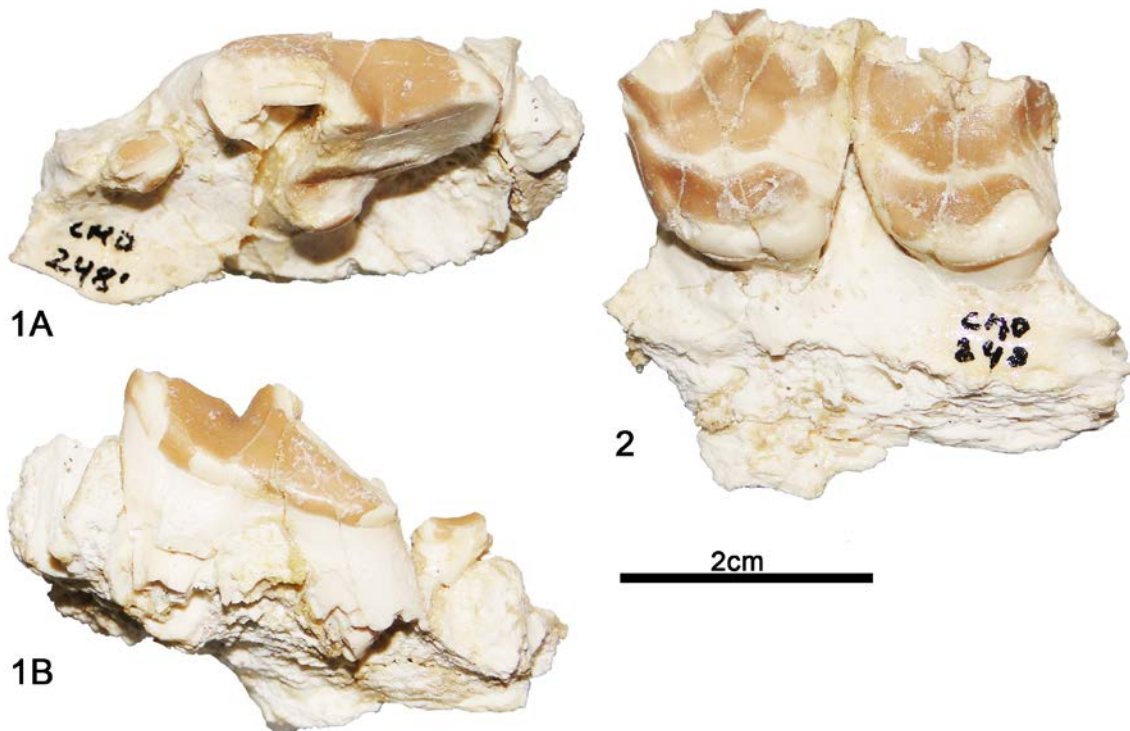


Fig. 56. CMD 248, fragmento de maxilar izquierdo de Hemicyonidae indet. de Marqués de Monistrol (Madrid): **1**, fragmento con P3-P4: **1A**, vista oclusal; **1B**, vista labial. **2**, fragmento con M1-M2, vista oclusal.

Yacimiento: La Retama, Cuenca

Edad: MN5 (zona local Db, Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición superior aislada: M2: MNCN 73203 (RET 265) (izdo.). Medidas (en mm): M2=13,82 x 18,57

Descripción

M2 (MNCN 73203) (Fig. 20.4): es subrectangular y con una forma arriñonada. En el lado mesial hay una faceta alargada labiolingualmente, para articular con el M1. En los bordes mesolingual y distal, faltan unas grandes porciones de esmalte. En el lado labial hay un cíngulo bastante desarrollado, que rodea a un paracono mucho más grande que el metacono. El metacono está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono. Esto genera una inclinación fuerte y en sentido distal, del lado labial. El paracono tiene una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolingual. Alrededor de su ladera distal y lingual hay otra faceta más tenue. En su lado mesial se conserva una crista que desciende hasta el cíngulo. El metacono presenta una faceta de desgaste más pequeña en su ápice e inclinada distalmente, y otra más grande y tenue por toda su ladera mesolingual. De su lado distal desciende una crista que se une al cíngulo labial. Entre el metacono y la crista media se observa una crista pequeña,

ligeramente oblicua en sentido mesial. La crista media está muy deteriorada, pero se intuye el gran arco que forma la rama mesial, en su ascenso hacia la zona mesolabial del diente. En el lado lingual destaca un cingulo muy desarrollado, que se engrosa bastante hacia la región distal. Bajo la corona se observan dos raíces labiales y una tercera lingual mucho mejor conservada.

Yacimiento: El Cañaveral, Madrid

Edad: MN5 (zona local E, Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: CAÑ-1139: cráneo incompleto con maxilar y basicráneo. Individuo adulto. El maxilar consta de P4-M2 en lado izquierdo y un M2 en el lado derecho. CAÑ-748: hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de un posible i2 y p4-m3. CAÑ-624: hemimandíbula derecha. Individuo adulto. Consta de p2-m3. **Dentición superior aislada: P4:** CAÑ-62 (izdo.); CAÑ-225 (izdo.); **M2:** CAÑ-635 (izdo.). Medidas realizadas en la Tabla 10.

Descripción

Cráneo (CAÑ-1139) (Fig. 57): en el fragmento del maxilar se conserva parte del hueso palatino y el inicio de la rama izquierda del hueso pterygoideo, pero no se puede determinar la extensión caudal del palatino. La muralla caudal del maxilar donde inserta el M2 izquierdo es bastante amplia, pero está muy deteriorada. En el lado labial, se observa como el extremo rostral del arco cigomático tiene su origen en el M2. Los dientes tienen la corona muy corroída y fracturada.

En vista dorsal, el basicráneo presenta unas crestas nucas bastante proyectadas lateralmente, formando un amplio canal a lo largo de la región parietal y temporal. Por este canal y a ambos lados de la cresta sagital se insertan los músculos *temporalis*. En el punto donde confluyen las crestas nucas, sagital y occipital, se genera una protuberancia occipital externa robusta. El resto de la parte dorsal del cráneo está deformada. En la región más rostroventral conservada, destacan unas fosas glenoideas amplias y someras. Los procesos postglenoideos están poco recurvados en sentido rostral y el proceso izquierdo está acortado mediolateralmente. Junto al extremo medial de la fosa glenoidea izquierda, aún se aprecia el gran orificio del foramen oval. En el lado caudal de ambos procesos postglenoideos se observan unos forámenes postglenoideos grandes. Las bulas timpánicas son globosas, triangulares y próximas a los procesos postglenoideos. Se desconoce la longitud de los meatos auditivos externos. En la base de la bula timpánica izquierda, y separados por el proceso paraoccipital, se observan los forámenes estilomastoideo y lacerum posterior. Sólo se conserva la parte más dorsal de los procesos paraoccipitales. Entre el cóndilo occipital y el proceso paraoccipital derecho se observa un foramen condilar pequeño y somero. Los procesos mastoideos son grandes y están inclinados en sentido rostral.

En vista caudal, destaca una cresta occipital muy marcada que se prolonga desde la protuberancia occipital externa, hasta el foramen magnum. En el extremo dorsal de este foramen hay dos pequeños tubérculos nuchales, alargados mediolateralmente y un poco proyectados en sentido caudal. Los cóndilos occipitales son ovalados y alargados mediolateralmente, y su altura aumenta en sentido medial.

El P4 es alargado mesodistalmente y subtriangular. El lado lingual está más aplanado que el labial y presenta un cóngulo bien definido. El ápice del paracono está un poco deteriorado y de él desciende una cresta mesial. El lado distal y el extremo mesial del paracono, y la zona distal del diente están mal conservados. Entre el paracono y la zona distal del diente hay una hendidura importante. El protocono ocupa una posición media, con respecto al paracono, es estrecho mesodistalmente, está moderadamente proyectado y su sentido de proyección es mesial.

El M1 es subcuadrado. El paracono es más alto que el metacono, ambos son cónicos y se sitúan al mismo nivel. En la ladera distal del paracono aún se intuye una cresta. A lo largo de la cresta media aún se intuye un metacónulo y cómo la rama mesial de la cresta forma un arco grande, en su ascenso hacia el lado mesial del diente. Los lados mesial, distal y el extremo mesolingual están muy deteriorados. En la región distolingual destaca un engrosamiento importante.

El M2 es un poco más pequeño que el M1 y tiene un contorno arriñonado. En el lado derecho no está ocupando su posición original. La zona labial es la peor conservada. El paracono y metacono son cónicos. En el diente izquierdo, el paracono está más deformado que el metacono, el cual, se sitúa en una posición más lingual. La cresta media está muy deteriorada. En la región distolingual destaca un engrosamiento importante.

Hemimandíbula (CAÑ-748) (Fig. 50.1): la rama horizontal está bastante deformada y fracturada, pero su perfil lateral es curvado y ventralmente el borde inferior es convexo. En vista lateral, se observan dos forámenes mentonianos pequeños, uno situado bajo el extremo mesial del p4 y otro más rostral, en un nivel ligeramente superior al primero. En la zona caudal destaca una fosa premasetéica cuya parte rostral se desconoce, extendiéndose al menos hasta el m2. El borde inferior que rodea a esta fosa es grácil. Se conserva el inicio de la rama ascendente y con ella, la parte más rostral de la fosa masetéica, en la que inserta el músculo *zygomaticomandibularis*. Ambas fosas están separadas por una cresta oblicua importante, pero bastante deteriorada. En vista oclusal, el extremo rostral de la rama ascendente desciende lateralmente hacia el m3, dejando una zona medial amplia.

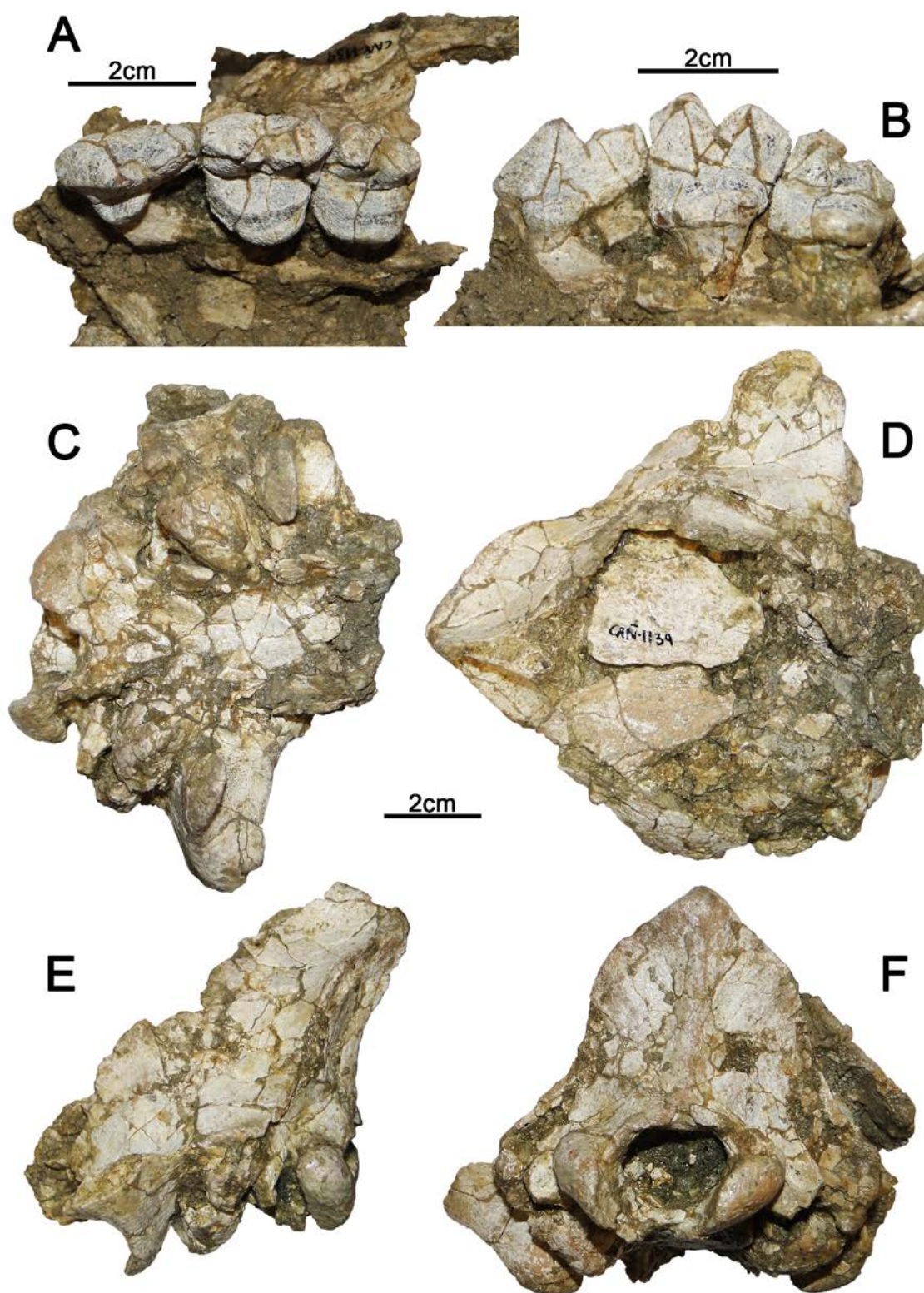


Fig. 57. CAÑ-1139, cráneo incompleto con maxilar y basicráneo de Hemicyonidae indet. de El Cañaveral (Madrid): **A**, vista oclusal de la dentición; **B**, vista lingual de la dentición; **C**, vista ventral del basicráneo; **D**, vista dorsal del basicráneo; **E**, vista lateral del basicráneo; **F**, vista caudal del basicráneo.

El incisivo tiene una corona esbelta y recurvada en sentido lingual. Su esmalte es liso y se conserva bien en lado lingual. El lado labial es convexo, mientras que el lingual es mucho más cóncavo. En el lado lingual se observa una crístida mesial y otra distal mejor conservada, que convergen en la zona basal. En vista oclusal, el lado mesial presenta un área deteriorada más grande y con una proyección lingual mayor que la distal, correspondiéndose la primera a la cúspide principal y la segunda a la cúspide accesoria. Bajo la corona se conserva parte de su raíz.

El p4 es alargado mesodistalmente. Este diente está fracturado en su parte media y le falta gran parte del extremo mesial y del lado lingual. Este último es más cóncavo que el labial y en su zona mesial, se conserva un cingulo bien definido. De la cúspide principal descienden una crístida mesial y otra distal muy mal conservadas. La zona distolingual está bastante deteriorada.

El m1 es alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El extremo mesial es estrecho y redondeado y el distal está bastante más deteriorado. Falta gran parte de la zona distolingual y el resto del diente presenta varias fracturas que afectan a las cúspides del trigónido y al lado labial del talónido. El protocónido es la cúspide más grande del diente. El lado mesial del paracónido se inclina distalmente y en vista oclusal, esta cúspide se gira ligeramente hacia el lado lingual. Las tres cúspides del trigónido están mal conservadas, especialmente el metacónido. El metacónido está bastante desarrollado y se sitúa en posición distal, con respecto al protocónido. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=22,80^*$ mm y $L_{tal}=11,45$ mm). La cuenca del talónido es somera. El lado labial y lingual del talónido están muy deteriorados y no hay ningún elemento reconocible.

El m2 es alargado y elíptico mesodistalmente. El lado labial está mucho más tendido que el lingual. Los ápices del protocónido y metacónido están deteriorados, pero el protocónido es más grande y más alto que el metacónido. El metacónido está ligeramente desplazado en sentido distal, con respecto al protocónido. La crístida lingual del protocónido contacta con el metacónido, dividiendo al diente en dos cuencas someras. La crístida que rodea a la cuenca mesial, se conserva algo mejor en su zona labial y no se reconoce ninguna cúspide. El lado lingual del talónido, el hipocónido y el extremo distal de la cuenca están muy deteriorados.

El m3 es mucho más pequeño que los dos molares anteriores y como en éstos, el esmalte está muy corroído. Es un diente alargado mesodistalmente y con un contorno subtriangular, debido al marcado estrechamiento hacia su zona distal. Los extremos mesial y distal son redondeados y el lado labial está más tendido que el lingual. El metacónido es mucho más voluminoso que el protocónido y está ligeramente desplazado en sentido distal, con respecto a este último. Estas dos cúspides quedan flanqueadas por una cuenca mesial y otra distal someras. En el talónido sólo se intuye un hipocónido pequeño.

Hemimandíbula (CAÑ-624) (Fig. 55.2): la rama horizontal está muy deformada entre el m1 y los premolares. En vista lateral, se observa un forámen mentoniano pequeño, situado bajo el p2 y en la zona más caudal se conserva parte del extremo rostral de la fosa masetérica. En un

fragmento aparte, el proceso articular y el coronoides están muy mal conservados. En el extremo más rostral de la hemimandíbula se observan un alveolo pequeño para el i3, otro mucho más grande para el c, uno pequeño para el p1 y a continuación del m2, un alveolo para el m3.

Entre el alveolo del p1 y el p2 hay un diastema pequeño, pero debido a la deformación de este sector, se desconoce si hubo diastemas entre los demás premolares. El p2 es más pequeño que el p3 y ambos tienen un contorno elíptico y alargado mesodistalmente. El p2 tiene su corona muy mal conservada, salvo en el borde mesial, en el que se conserva parte de una crístida mesolingual. En p3 la corona está fracturada y desplazada en su parte media. Su lado labial es más abombado que el lingual. De su ápice descienden una crístida mesial y otra distal bastante deterioradas. Del p4 sólo se conservan pequeños fragmentos.

El m1 está muy fracturado y su esmalte está muy corroído. Le falta gran parte del extremo mesial y del lado lingual, y presenta un cierto desplazamiento a la altura del metacónido y en la zona labial del talónido. El diente conserva su morfología alargada y elíptica, según el eje mesodistal. El protocónido tiene el ápice muy deteriorado y de él descienden dos crístidas, una mesial que está separada del paracónido por una hendidura grande y otra distal mejor conservada, que contacta con la crístida mesial del metacónido en otra hendidura más pequeña. El paracónido también tiene su zona apical muy deteriorada y en vista oclusal, esta cúspide se gira ligeramente hacia el lado lingual, describiendo un recorrido sigmoidal con el resto de las cúspides del trigónido. El metacónido se sitúa en posición distal, con respecto al protocónido. La cuenca del talónido es somera. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido fracturado y ligeramente desplazado, que conserva sus crístidas mesial y distal. Esta última queda interrumpida por el desplazamiento de lo poco que se conserva del extremo distal del talónido.

El m2 es un diente alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El lado labial se conserva mucho mejor que el lingual y está bastante tendido. El protocónido tiene el ápice desgastado y falta todo el lado lingual del metacónido. Estas dos cúspides contactan en una pequeña hendidura central. Esto divide al diente en dos cuencas someras. La zona mesolingual de la cuenca del trigónido y parte de la ladera mesial del protocónido están muy deterioradas. En el lado labial de la cuenca del talónido destaca un hipocónido mal conservado y en el que se intuye cómo la crístida distal comienza a cerrar a la cuenca.

El m3 es mucho más pequeño que los dos molares anteriores y también tiene la corona muy corroída. El contorno es subtriangular, ya que se estrecha considerablemente hacia la región distal. El lado labial está mucho más tendido que el lingual. En el trigónido destaca un metacónido mucho más voluminoso que el protocónido y está ligeramente desplazado en sentido distal, con respecto a este último. Entre ambas cúspides están las dos cuencas someras del trigónido y del talónido. Bajo la corona, se conserva una raíz bastante fracturada.

Dentición superior aislada:

P4 (CAÑ-62) (Fig. 22.2): es alargado mesodistalmente y subtriangular. El esmalte está mejor conservado en el lado lingual. El lado labial es más abombado que el lingual. El cóngulo conservado en la zona mesolabial está mucho menos desarrollado, que el de la zona distolingual. Este último, asciende por el extremo más distal del diente. El paracono es la cúspide más grande y más alta seguida del metastilo y el protocono. Del paracono descienden tres crestas, una mesial que se une con el cóngulo, otra distal y una tercera mesolingual mucho menos desarrollada. No hay parastilo. Su crista distal desciende hacia una hendidura importante, que la separa de la crista mesial del metastilo. De este también desciende una crista distal que se une con el cóngulo lingual. El paracono tiene el ápice deteriorado en su ladera distal, mientras que el del metastilo lo está en el lado mesial. El protocono es moderadamente alto y ocupa una posición media, con respecto al paracono. Está moderadamente proyectado y se separa del resto del diente por un estrecho surco longitudinal. Su lado mesial está muy deteriorado.

P4 (CAÑ-225) (Fig. 58): es un diente alargado mesodistalmente, pero está muy deformado. El lado lingual está mejor conservado que el labial, y los extremos mesial y distal están muy deteriorados. El lado labial está muy abombado, mientras que el lingual está mucho más aplanado. En este último se observa un cóngulo bastante desarrollado. El paracono es la cúspide más grande y más alta seguida del metastilo y del protocono. Del paracono descienden una crista mesial, otra distal y una tercera mesolingual mucho más tenue. El metastilo tiene una crista mesial y otra distal. El protocono ocupa una posición media y retrasada, con respecto al paracono. Es moderadamente alto, está muy poco proyectado lingualmente, está alargado mesodistalmente y se separa del resto del diente por un estrecho surco longitudinal. También presenta una cúspide mesial accesoria.

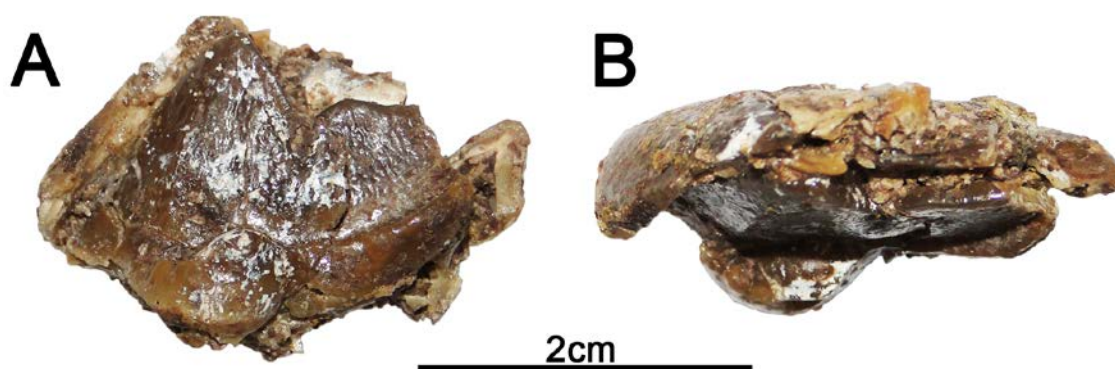


Fig. 58. Dentición superior aislada de Hemicyonidae indet. de El Cañaveral (Madrid). CAÑ-225, P4: izquierdo: A, vista lingual; B, vista oclusal.

M2 (CAÑ-635) (Fig. 50.4): este molar tiene un contorno arriñonado y le falta todo el extremo distolingual. En el lado labial del paracono destaca un cingulo importante y bien definido. El paracono es más grande que el metacono y este último está bastante desplazado lingualmente, con respecto al paracono. El ápice del paracono está más deteriorado que el del metacono. Del paracono descienden una crista mesial y otra distal, y del metacono una mesial. El lado labial y distal del metacono están muy mal conservados. La crista media está muy deteriorada. Su rama mesial forma un arco grande, en su ascenso hacia el borde mesolabial del diente, y la rama distal queda interrumpida por el deterioro del lado distal del diente.

Especímenes	P4	M1	M2	LP4+M1	LP4-M2	LM1+M2
CAÑ-1139 (i)	23,92 x 15,96*	20,71* x 22,52*	17,94* x 21,41*	44,84	59,51*	38,61*
CAÑ-62 (i)	24,67 x 14,54					
CAÑ-635 (i)			17,72 x			

Especímenes	A c. occipitales	A f. magnum
CAÑ-1139	46,89*	21,17*

Especímenes	i2	p2	p4	m1	m2	m3
CAÑ-748 (i)	x 7,63		15,31* x	31,25* x	20,58 x 13,64	12,46 x 10,3
CAÑ-624 (d)		9,54* x 5,14*			19,85* x 13,58*	11,93 x 10,20

Tabla 10. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior, del cráneo y de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de El Cañaveral. Abreviaturas: **A**, anchura; **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

Hemicyonidae indet.

1985-Hemicyoninae indet. Morales y Soria, Pág. 82

Yacimiento: Puente de Vallecas

Edad: MN5 (zona local E, Aragoniense medio, Mioceno medio)

Asignación previa: un P4 y un fragmento de maxilar con M1-M2 fueron asignados a Hemicyoninae indet. por Morales y Soria (1985, Pág. 82). En el material publicado por Morales y Soria (1985) no se especifica la sigla ni el lado del P4 que atribuyen como Hemicyoninae indet. y tampoco aparece figurado. En el presente trabajo se han estudiado dos carníceras superiores de lados opuestos y con la misma sigla (Rotondo 2672), cuya similitud en la talla y en los patrones de desgaste, podrían indicar su pertenencia a un mismo individuo.

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: Rotondo s/n: fragmento de maxilar izquierdo. Individuo adulto. Consta de M1-M2. **Dentición superior aislada: P4:** Rotondo 2672 (izdo. y dcho.). Individuo adulto. Medidas realizadas en la Tabla 11.

Descripción

Fragmento de maxilar (Rotondo s/n) (Fig. 59.1): el fragmento de maxilar en el que se encuentran insertados los dos molares está muy mal conservado y no se pudo reconocer ningún elemento.

El M1 es un diente subrectangular, con la parte labial más larga que la lingual. En el extremo labial se conserva parte de un cóngulo importante que rodea al metacono. Las partes mesial y labial del paracono faltan. Ambas cúspides presentan unas facetas de desgaste grandes e inclinadas en sentido distolingual, y contactan en una hendidura central. La crista media está muy mal conservada, pero aún se intuye su recorrido hacia los lados mesial y distal del diente. Las regiones lingual y distal también presentan un alto nivel de desgaste.

El M2 es subrectangular, el contorno oclusal es arriñonado y su tamaño es muy similar al del M1. El cóngulo labial está desarrollado y rodea al paracono y al metacono. Ambas cúspides presentan unas facetas de desgaste grandes e inclinadas en sentido distolingual. Pese a este desgaste aún se aprecia que el paracono es más grande que el metacono y están separadas por una hendidura central. El metacono está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono, lo que genera una inclinación en sentido distal del lado labial. El resto del diente está muy deteriorado y ningún elemento puede ser reconocido.

Dentición superior aislada:

P4 (Rotondo 2672) (Figs. 59.2 y 59.3): diente subtriangular y alargado mesodistalmente. El lado labial está mucho más abombado que el lingual y se conserva relativamente mejor. El paracono presenta una gran faceta de desgaste, inclinada en sentido distolingual. El deterioro de esta cúspide y del metastilo se extiende por sus laderas mesial y distal, y ambas cúspides están separadas por una hendidura bien marcada en el lado labial. En ambas carniceras el protocono está muy mal conservado, ocupa una posición media con respecto al paracono y es bastante largo mesodistalmente. En el diente izquierdo el protocono está poco proyectado lingualmente y su sentido de proyección es distal. Bajo la corona se conservan tres raíces, una mesial, otra distal mejor conservada en el diente derecho y una tercera bajo el protocono.

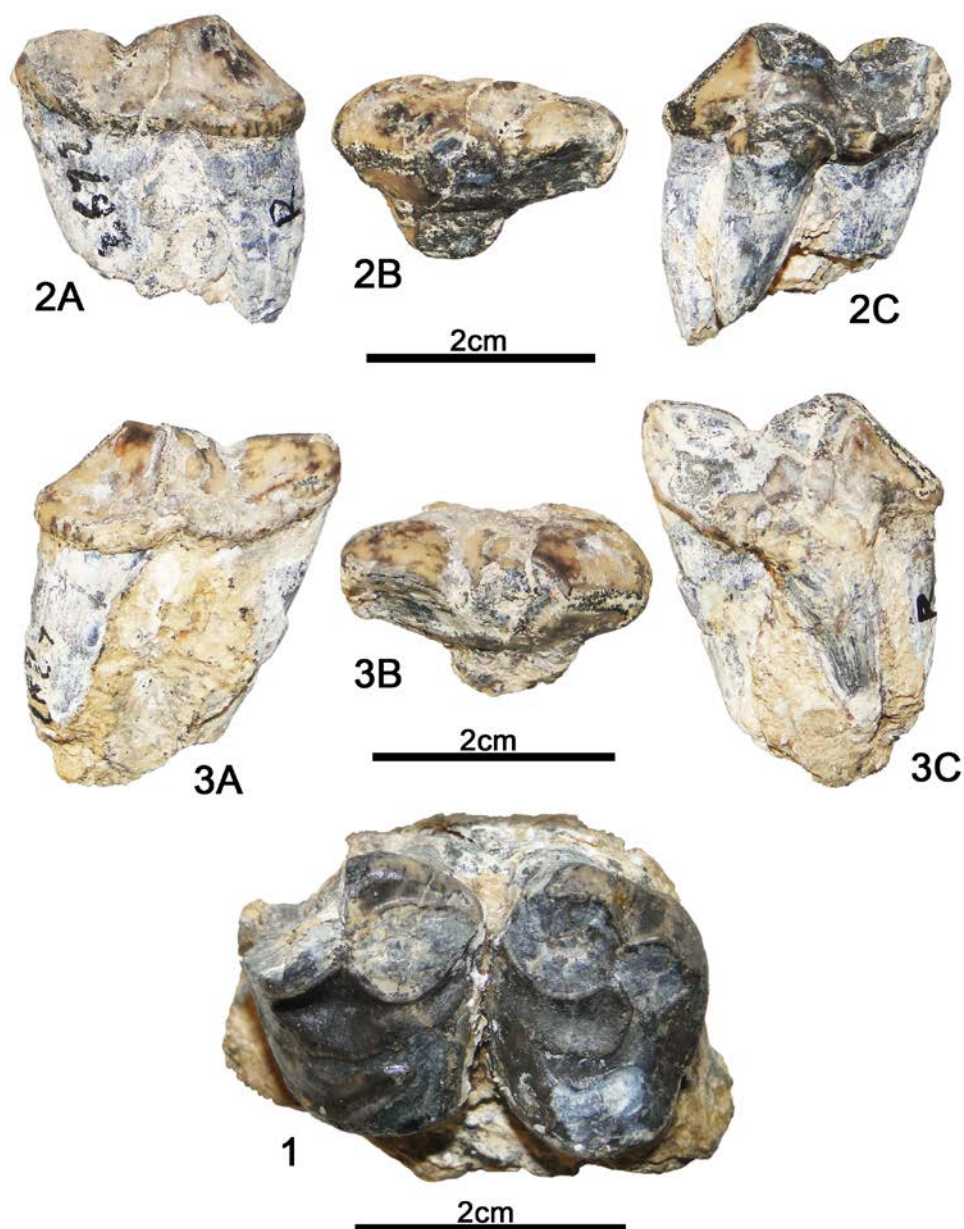


Fig. 59. Dentición superior aislada de Hemicyonidae indet. de Puente de Vallecas (Madrid). **1**, Rotondo s/n, fragmento de maxilar izquierdo: vista oclusal. **2**, Rotondo 2672, P4 izquierdo: **2A**, vista labial; **2B**, vista oclusal; **2C**, vista lingual. **3**, Rotondo 2672, P4 derecho: **3A**, vista labial; **3B**, vista oclusal; **3C**, vista lingual.

Espectmenes	P4	M1	M2
Rotondo s/n (i)		19,45* x 23,44*	17,95 x 23,46
Rotondo 2672 (i)	25,82 x 16,24		
Rotondo 2672 (d)	25,98 x 16,64*		

Tabla 11. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de Puente de Vallecas. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

Yacimiento: Carpetana, Madrid

Edad: MN6 (zona local F, Aragoniense superior, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: CRP 08/17/10358B: fragmento de maxilar izquierdo. Individuo adulto. Consta de fragmentos de P4 y M1, y M2. CRP 08/17/5675: fragmento caudal de hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de m2. CRP 08/17/10857: fragmento caudal de hemimandíbula izquierda con parte distal de m2. Individuo adulto. **Dentición superior aislada: P4:** CRP 08/17/4779 (izdo.). Medidas realizadas en la Tabla 12.

Descripción

Fragmento de maxilar (CRP 08/17/10358B) (Fig. 40.2): el P4 consta de la mitad distal. El lado labial es abombado, presenta un cóngulo bien definido y está mejor conservado que el lado lingual. Destaca una hendidura profunda que separa la región distal de la mesial. En el lado lingual hay una faceta de desgaste grande. El cóngulo lingual y el extremo más distal del diente también están bastante deteriorados. A la altura del paracono se conserva una pequeña porción del extremo distal del protocono, lo que indica que este último ocupa una posición media. Bajo la corona, la raíz distal se conserva bastante bien. Del M1 sólo queda la mitad lingual. En ella se observa una crista media con varias zonas de desgaste. En su extremo mesial se interrumpe por una faceta de desgaste grande y tenue, que se extiende hasta el lado lingual. En este lado se conserva parte de un cóngulo distolingual bastante engrosado. Bajo su corona se conserva parcialmente la raíz lingual.

El M2 se encuentra asociado a un fragmento de maxilar en el que se conserva parte de la raíz distolabial del M1, junto con otro alveolo de este molar. Además cabe destacar una muralla ósea caudal vertical y ancha sobre la zona de inserción distal del M2. Este molar tiene un contorno arriñonado y le falta toda la zona labial, conservando una pequeña parte del metacono. Esta cúspide tiene una faceta de desgaste inclinada en sentido distal y el desgaste se extiende hasta la crista media. La rama mesial de esta crista está muy borrada, pero aún se intuye un arco grande en su ascenso hacia la región mesolabial. En el lado lingual sólo se conserva una pequeña porción distal del cóngulo.

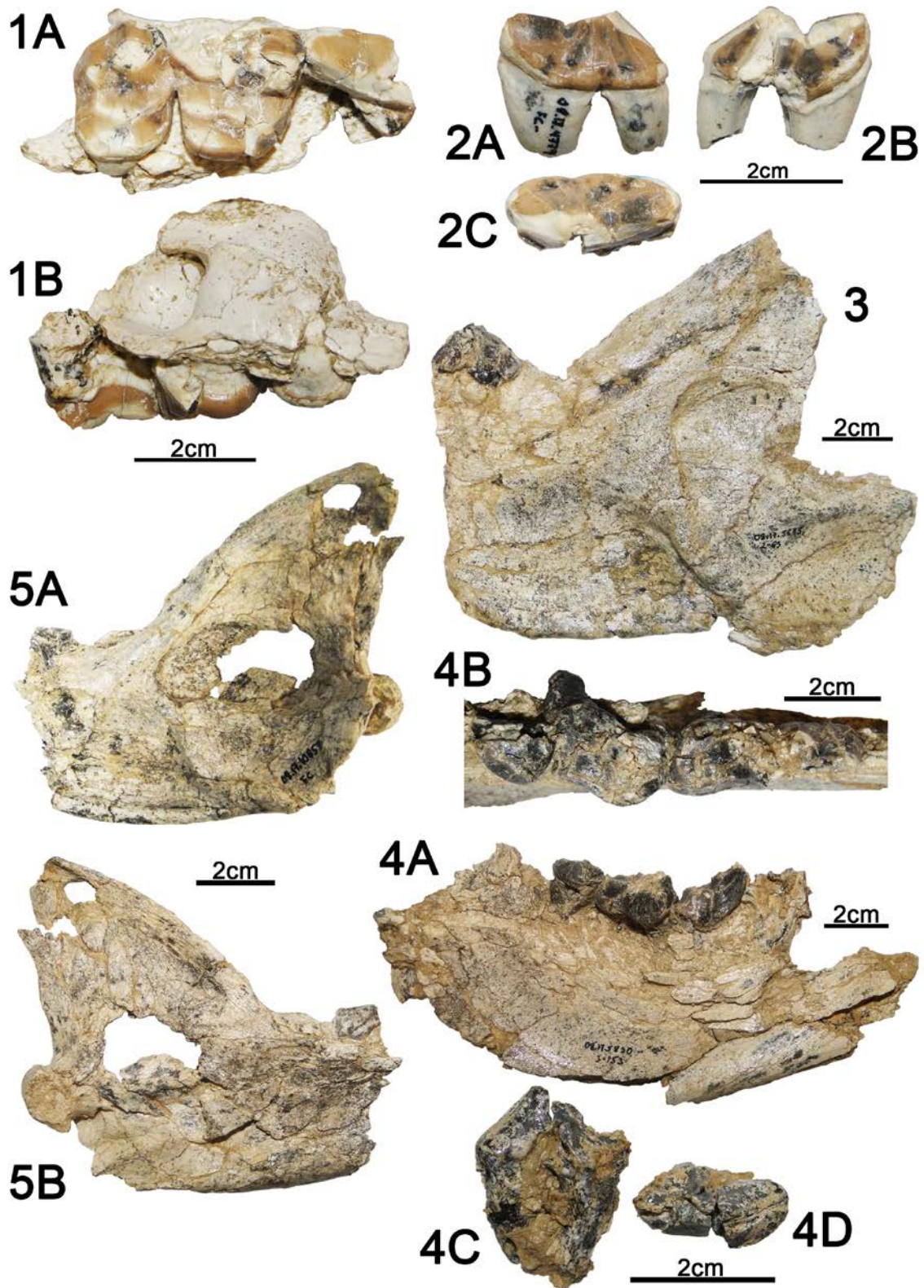


Fig. 60. Restos fósiles de Carpeta (Madrid). 1, CRP 08/17/4777, fragmento de maxilar derecho de *Hemicyon* cf. *sansaniensis*: 1A, vista oclusal; 1B, vista medial. 2, CRP 08/17/4779, P4 izquierdo de *Hemicyonidae* indet.: 2A, vista labial; 2B, vista lingual; 2C, vista oclusal. 3, CRP 08/17/5675, fragmento caudal de hemimandíbula izquierda de *Hemicyonidae* indet.: vista labial. 4, CRP 08/17/5830, fragmento de hemimandíbula derecha de *Plithocyon* sp.: 4A, vista labial; 4B, vista oclusal en detalle de la dentición; 4C, vista oclusal en detalle de la dentición; 4D, vista labial en detalle de la dentición. 5, CRP 08/17/5830, fragmento de hemimandíbula derecha de *Plithocyon* sp.: 5A, vista labial; 5B, vista oclusal en detalle de la dentición.

4C, vista lingual del p4; **4D**, vista oclusal del p4. **5**, CRP 08/17/10857, fragmento caudal de hemimandíbula izquierda de Hemicyonidae indet.: **5A**, vista labial; **5B**, vista lingual.

Fragmento de hemimandíbula (CRP 08/17/5675) (Fig. 60.3): el m2 y el alveolo del m3 están muy deteriorados y no se puede comentar nada sobre ellos. La rama horizontal es bastante alta y en su zona laterocaudal destaca una fosa premasetérica amplia, que va siendo más somera hacia el m2. El borde inferior que rodea a la fosa premasetérica es estrecho y en vista ventral es convexo. Esta fosa está separada de una fosa masetérica grande, por una cresta oblicua muy desarrollada. La prolongación rostral del eje de la cresta, hacia la parte distal del alveolo del m3, indica una mayor invasión de la fosa premasetérica a la fosa masetérica. El extremo opuesto de la cresta se une a otra, que se prolonga hacia la región caudal. En esta última insertarían los músculos *masseter* y en la fosa masetérica, el músculo *zygomaticomandibularis*.

Fragmento de hemimandíbula (CRP 08/17/10857) (Fig. 60.5): el m2 y el alveolo del m3 están muy mal conservados. La rama horizontal es baja y en su zona laterocaudal destaca una fosa premasetérica estrecha, rodeada por un borde inferior fino, y convexo en vista ventral. Esta fosa está separada de la fosa masetérica, por una pequeña cresta. La prolongación rostral del eje de esta cresta hacia la zona media del alveolo del m3, indica una mayor invasión de la fosa masetérica a la fosa premasetérica. En la fosa masetérica inserta el músculo *zygomaticomandibularis*. El extremo caudal de esta cresta se une a otra, que se prolonga caudalmente y en la que insertarían los músculos *masseter*. El borde rostral del proceso coronoides está un poco inclinado en sentido caudal. En vista lingual destaca el inicio de la zona de inserción, para el músculo *pteryoideus medialis* y sobre ésta se conserva una pequeña porción del proceso articular, el cual, está muy desplazado.

Dentición superior aislada:

P4 (CRP 08/17/4779) (Fig. 60.2): es alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El lado labial está más abombado que el lingual, y tiene un cóngulo bien definido y mejor conservado. Las zonas distolabial y distal no conservan el esmalte. El lado mesial del paracono está muy deteriorado, y su ápice presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolingual. La zona mesolabial del paracono está muy abombada. En el lado lingual de la región distal también hay una faceta de desgaste importante. Ambas facetas están separadas por una hendidura profunda, bien visible en el lado labial, y están rodeadas en su borde inferior por un desgaste más tenue. Falta el protocono, pero la proyección lingual del cóngulo distolingual a la altura del paracono, indica que esta cúspide ocupa una posición media. Bajo la corona se conservan relativamente bien una raíz distal y otra mesial, donde la primera es más alargada mesodistalmente.

Especímenes	P4	M2	Hmd	Hmdm3
CRP 08/17/4779 (i)	24,78* x			
CRP 08/17/10358B (i)		20,04* x		
CRP 08/17/10857 (i)			114,55*	51,05*

Tabla 12. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior y de la hemimandíbula de Hemicyonidae del yacimiento de Carpetana. Abreviaturas: i, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

Hemicyonidae indet.

1998-*Hemicyon sansaniensis sansaniensis* Lartet. Ginsburg y Morales, Pág. 99

Yacimiento: Alhambra-Túneles

Edad: MN6 (zona local F, Aragoniense superior, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición superior aislada: M2 (s/n) (izdo.) cuyo desgaste indica un individuo adulto. Medidas (en mm): M2=20,10* x 26,55

Descripción

M2 (s/n) (Fig. 61): este molar es subrectangular y con un contorno oclusal arriñonado. El cóngulo labial está muy desarrollado. La zona de contacto del cóngulo con la crista mesial del paracono está deteriorada, y todo el extremo distal del metacono está desgastado. El paracono y metacono son cónicos, el paracono es más grade que el metacono y ambas contactan en una hendidura central. El metacono está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono, lo que hace que el lado labial se incline bastante en sentido distal. Ambas cúspides presentan unas facetas de desgaste importantes e inclinadas en sentido distolingual, donde la faceta del paracono es más grande que la del metacono. A lo largo del extremo mesial del paracono hay una faceta grande para contactar con el M1. La crista media está deteriorada, especialmente en su región distal, pero aún se observa cómo su rama mesial forma un arco grande en su ascenso hacia la región mesolabial del diente. Toda la zona distolingual también está muy mal conservada. En el borde mesolingual destaca un cóngulo importante. Bajo la corona se observa una raíz distal mejor conservada y más pequeña que la lingual.

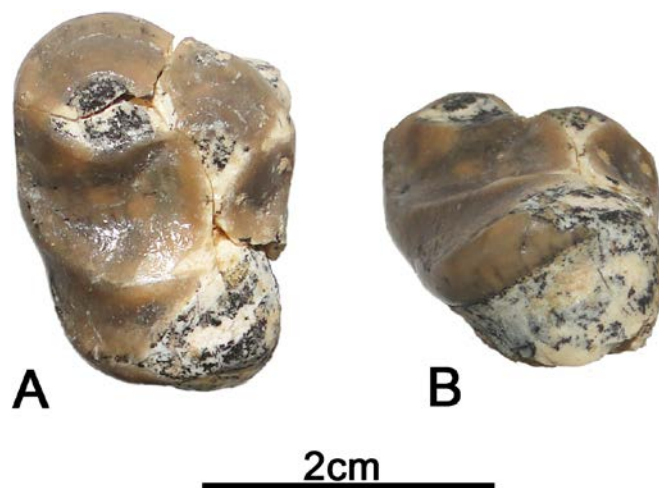


Fig. 61. Dentición superior aislada de Hemicyonidae indet. de Alhambra-Túneles (Madrid). s/n, M2 izquierdo: **A**, vista oclusal; **B**, vista lingual.

Discusión

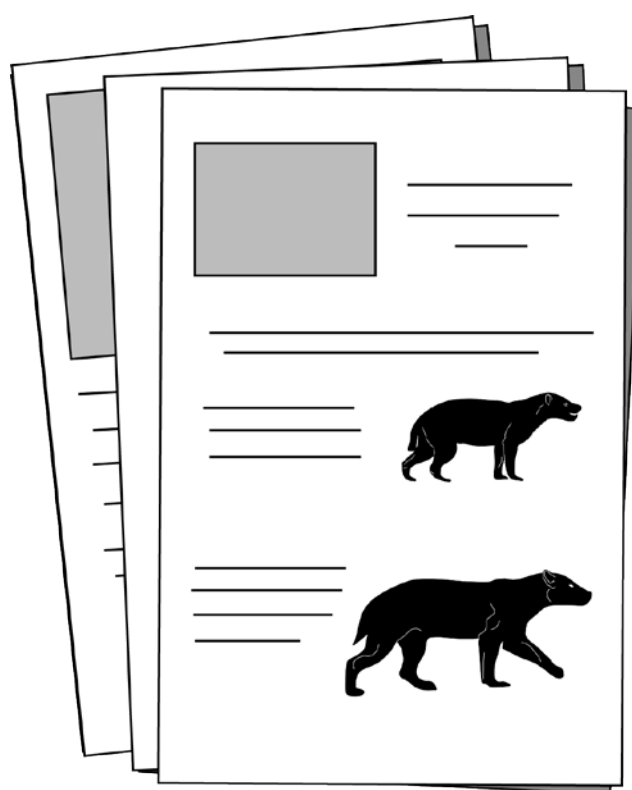
Los ejemplares de estas siete localidades se han considerado como hemiciónidos, debido a: las crestas nucas están muy proyectadas lateralmente (CAÑ-1139); los procesos mastoideos son bastante grandes y se inclinan en sentido rostral (CAÑ-1139); la pared ósea caudal al M2 es amplia y vertical (CMD 248, CRP 08/17/10358B); la posición media que ocupa el protocono del P4, con respecto al paracono (MNCN 74526, CMD 248, CAÑ-1139, CAÑ-62, CAÑ-225, Rotondo 2672, CRP 08/17/10358B, CRP 08/17/4779); la superficie oclusal bastante alargada y estrecha de los molares superiores (MNCN 74518, MNCN 74519, MNCN 73203, CAÑ-1139, CAÑ-635, Puente de Vallecas, CRP 08/17/10358B, Alhambra); la ausencia de M3 (CMD 248, CRP 08/17/10358B); la presencia de una fosa premasetérica, cuya extensión rostral se desconoce (CAÑ-748, CAÑ-624, CRP 08/17/5675, CRP 08/17/10857); y el escaso desarrollo del metacónido de m1 (CAÑ-748, CAÑ-624).

El P4 de Loranca (MNCN 74526) tiene el lado mesolabial y el extremo mesial del paracono, y el protocono muy mal conservados. Estas zonas son importantes para poder seguir profundizando en su clasificación y, aunque el protocono está moderadamente proyectado, este carácter también puede observarse en *Hemicyon*, *Dinocyon*, *Plithocyon* y *Phoberocyon*. La ausencia de parastilo, y el protocono moderadamente alto y proyectado en CAÑ-62, son caracteres que comparte con *Phoberocyon* y *Hemicyon*. En CAÑ-225, el protocono moderadamente alto y alargado también puede observarse en *Phoberocyon*, *Plithocyon*, *Dinocyon* y *Hemicyon*, y la escasa proyección lingual del protocono en *Phoberocyon* y *Dinocyon*. En este diente se desconoce si hubo o no un parastilo, lo que habría ayudado a precisar más en su clasificación. El lado mesolabial del paracono de CRP 08/17/4779 está mucho más abombado que en el holotipo de *Plithocyon armagnacensis* de Sansan (MN6), pero este carácter no es suficiente como para poder descartarlo de este género ni esta especie, así como para diferenciarlo de *Phoberocyon*, *Hemicyon* y *Dinocyon*. La morfología y talla del P4 de CAÑ-1139 recuerdan bastante al maxilar de *H. sansaniensis* de La Retama (MNCN 73199), especialmente en la proyección en sentido mesial del protocono. Este sentido de proyección

sólo es compartido con *Zaragocyon*, *Pl. bruneti*, *H. gargan* y *H. stehlini*, pero la talla es significativamente mayor que los tres primeros, y el protocono de *Zaragocyon* y *H. gargan* está más proyectado lingualmente. Desgraciadamente, los molares de CAÑ-1139 están muy mal conservados para seguir precisando en su atribución. Como puede verse, la clasificación de un P4 aislado es realmente complicada sin la información complementaria, que proporciona la morfología del M1 y M2.

En los molares superiores de Loranca (MNCN 74518, MNCN 74519), Marqués de Monistrol (CMD 248), La Retama (MNCN 73203), El Cañaveral (CAÑ-635), Puente de Vallecas y Alhambra las cristas medias están muy deterioradas. Por ello, no pueden estudiarse los patrones de la altura y grado de robustez, que podrían haber tenido las cúspides o las ramas a lo largo de estas cristas y con los que es posible realizar comparaciones entre hemiciónidos.

Material Suplementario



Taxón (Localidad)	Especímenes	P4	M1	M2	Notas	Referencias
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Wintershof-West)	1937 II 13568	27 x 15,7			Holotipo	Dehm (1950)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Wintershof-West)	1937 II 13569			16,2 x 23,2		Dehm (1950)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 3975	26,4 x 17,5				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 3552			12,8 x 20		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	M 3861			14,2 x 21,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon aurelianensis</i> (Chilleurs-aux-Bois)	Bale S.O. 2457	25,7 x 17,4				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon youngi</i> (Shanwang)	V8116	23,8 x 14,9		15,4 x 20,7		Qiu et al. (1986)
<i>Phoberocyon youngi</i> (Shanwang)	SV 750352-4	26,3 x 17,3	20,7 x 24,7	15,9 x 21,6		Qiu et al. (1986)
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	MHNL LGR 1144		31,99 x 34,92			
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	FSL 5016		28,72 x 31,95			
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	MHNL LGR 1145			27,57 x 37,59		

S1. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Loranca Arenas.

Taxón (Localidad)	Especímenes	p4	m1	m2	Notas	Referencias
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Wintershof-West)	1937 II 13566		29,8 x 11,4			Dehm (1950)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Burgdorf)	s/n		29 x 11,4			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 423		28,3 x 12			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	MD 37		24 x 10,2			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	M 4102			15,6 x 9,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 428			17,1 x 10,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 422			14,2 x 9,6		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	M 3701			16,3 x 10,8		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	M 4192			15 x 10		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon aurelianensis</i> (Sables de l'Orléanais)	s/n	17 x 19,3	34,6 x 13,9		Holotipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon aurelianensis</i> (Neuville-aux-Bois)	Mus. Hist. Nat., Paris, No 228		35,8 x 13,5	22 x 13,6		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon aurelianensis</i> (Daubéze)	Fac Sc. Lyon, 1773	17,8 x 9,6				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon aurelianensis</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 1687	16 x 8,2				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon aurelianensis</i> (Faluns d' Anjou)	M 5066		34,1 x 13,5	20,4 x 14,1		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon johnhenryi</i> (Thomas Farm)	AMNH FM 98607	18,02 x 9,48	33,33 x 14,43	20,67 x 14,74	Holotipo	
<i>Phoberocyon johnhenryi</i> (Thomas Farm)	AMNH F:AM 98608	16,77 x 7,98	31,71 x 13,12	18,98 x 12,74		
<i>Phoberocyon youngi</i> (Shanwang)	V6188	18 x 10	33,3 x 13,2	19 x 12,1		Qiu et al. (1986)
<i>Phoberocyon youngi</i> (Shanwang)	SV 750353	17,6 x 10				Qiu et al. (1986)
<i>Phoberocyon youngi</i> (Shanwang)	SV 750354		34,3 x 15			Qiu et al. (1986)
<i>Phoberocyon youngi</i> (Shanwang)	V8116			18,8 x 11		Qiu et al. (1986)
<i>Phoberocyon akhmetievi</i> (Aktau Mountains)	KE-Akt95-II-2	19,5 x 10,8		22 x 14	Holotipo	Kordikova et al. (2000)
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	MHNL LGR 1385		43,33 x 21,56	33,29 x 22,05	Holotipo	

S2. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Loranca Arenas.

Taxón (Localidad)	Especímenes	P4	M1	M2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16503	19,39 x 12,84	15,86 x 18,18	13,69 x 17,19		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Qta da Barbacena)	s/n		19,39 x 19,72			
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bunol)	MCN BSC 4		17,12 x 19,11	12,06 x 18,12		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montreal du Gers)	MHNT.PAL.2004.0.67.1 (i)	18,99 x 12,38				
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montreal du Gers)	MHNT.PAL.2004.0.67.1 (d)	18,45 x 12,74	16,2 x 17,9	12,58 x 15,67		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montreal du Gers)	NO 36		17,21 x 18,53			
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montreal du Gers)	BÉON D3 165		16,94 x 18,74			
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 6412	14,35 x 10,1	12,6 x 14,5	10,9 x 12	Holotipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Henares 1)	MNCN 49363	26,02 x 16,66	21 x 23,92	17,98 x 23,97		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	SAN 347	27,2 x 18,25	24,48 x 25,95	21,44 x 27,24		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SIM 1995 29		24,15 x 28,23	20,78 x 27,64		

S3. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de La Retama. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo.

Taxon (Localidad)	Especímenes	p4	m1	m2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16504		26,25 x 10,25	16,5 x 10,43		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16505			18,08 x 10,61		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pontlevoy)	No. 969	12,73 x 6,37	25,05 x 10,77	15,41 x 11,17	Holotipo	
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pontlevoy)	Museum Paris FP 2640	13,3 x 6,35	25,1 x 11,2	15,9 x 11,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pontlevoy)	Museum Paris FP 2282			15,6 x 10,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Tavers)	s/n		26,5 x 11,9			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bezian)	Be 8101	13 x 6,3	25,2 x 11,2			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pellicahus)	Mus. Lyon	14 x 6,8				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal du Gers)	MHNT.PAL.2004.0.67.2	12,88 x 6,25	22,51 x 10,46	14,82 x 10,23		
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 429		19,4 x 8,9			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 4406			11,75 x 8,8		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	MD 43			10,8 x 7,5		Ginsburg (1980)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Henares 1)	MNCN 69482		32,56 x 14,23			
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4408	15,25 x 8				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Coll. Guevel		28,7 x 12,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 5111		28,3 x 11,9			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4219		28 x 12,5			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 42			20,6 x 14		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Fs 439			19,3 x 12,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 3974a			19 x 11,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 3974b			22,5 x 14,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4807			19,1 x 12,6		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 226	16 x 8,7	33 x 13		Holotipo	Peigne (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 229		35,4 x 14,4			Peigne (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 13972		38,1 x 14,8			Peigne (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Ss. 89		34,5 x 13,6			Peigne (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 231			20,6 x 14		Peigne (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Ss 151			20,3 x 13,5		Peigne (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	SAN 348	17,17 x 9,95	35,16 x 15,4	24,19 x 16,5		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SEP.54	15,4 x 7,6	30 x 13	20,7 x 14		Ginsburg y Morales (1998)

S4. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de El Cañaveral.

Taxon (Localidad)	Especímenes	P4	M1	M2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 39	21,6 x 12,65				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Fs 436		23,5 x 25,3			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4819		20,5 x 22			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Fs 2947			15,7 x 17,4		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 40			17 x 22,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 41			15,5 x 18,8		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 3861			18 x 22,2		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 242	26,5 x 16,06				
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (¿Sansan?)	SAN 347	27,2 x 18,25	24,48 x 25,95	21,44 x 27,24		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	MHNT.PAL.2014.0.163		24,15 x 28,23	20,78 x 27,64		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 328	26,1 x 15,4				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 329		24,2 x 27			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 330			19,6 x 24,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SML 362			20,2 x 22,85		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SEP 149			21,2 x 13,8		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 6412	14,35 x 10,1	12,6 x 14,5	10,9 x 12	Holotipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16503	19,39 x 12,84	15,86 x 18,18	13,69 x 17,19		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Tavers)	s/n	23,2 x 14,3				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 3553	18,7 x 11,35				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	M 3391g	18,3 x 10,9				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	M 4970	17,2 x 10,9				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	MD 13		17,8 x 18,4			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	s/n			14,5 x 18,3		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bezian)	Be 7402			17,5 x 21,8		Ginsburg y Bulot (1982)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pellicahus)	LRM 786		7,8 x 9,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pellicahus)	Coll. Bulot			15,5 x 9,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n	20,8 x 13,35				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n		17 x 18,75			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n		17,2 x 18,15			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n			13,2 x 15,2		Ginsburg y Morales (1998)

S5. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Henares 1. Abreviaturas: d, lado derecho; i, lado izquierdo.

Taxón (Localidad)	Especímenes	m1	Notas	Referencias
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Coll. Guevel	28,7 x 12,1		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 5111	28,3 x 11,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4219	28 x 12,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 226	32,2 x 13,48	Holotipo	
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 229	35,2 x 14,62		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 13972	38,1 x 15,12		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Ss 89	34,35 x 13,42		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (¿Sansan?)	SAN 348	35,16 x 15,4		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SEP.54	30 x 13		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pont-Levoy)	No. 969	25,05 x 10,77	Holotipo	
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pont-Levoy)	Muséum Paris FP 2640	25,1 x 11,2		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Tavers)	s/n	26,5 x 11,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Baigneaux)	Bale S.O. 6728	26 x 12,2		Kuss (1965)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bézian)	Be 8101	25,2 x 11,2		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bézian)	Be 8202	24,4 x 10,85		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montreal-du-Gers)	s/n	24,7 x 10,4		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montreal-du-Gers)	s/n	24,1 x 10,45		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16504	26,25 x 10,25		

S6. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Henares 1.

Taxón (Localidad)	Especímenes	p4	m1	m2	Notas	Referencias
<i>Plithocyon bruneti</i> (Chitenay)	s/n	7,6 x 4,2	16,2 x 7,4			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 3833		20,2 x 8,35		Holotipo	Ginsburg (1980)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	M 4837		18 x 8,3			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 2373		21,5 x 9,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 5165		21 x 9,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 748		19,5 x 8,5			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Coll. Mornand		20,9 x 8,9			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	MD 26			10,8 x 7,2		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Paracuellos 5)	MNCN 73186		36,11 x 15,32			
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Arroyo del Val)	MNCN 73142	15,94 x 8,74	27,47 x 13,18	18,74 x 12,23		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Arroyo del Val)	MNCN 73141	16,04 x 8,82	28,61 x 13,8	17,98 x 12,23		
<i>Plithocyon antunesi</i> (Olival da Suzana)	s/n	16,2 x 8,84	30,38 x 14,42	21,24 x 14,81	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNHN.F.Sa 258		30,1 x 13,66	18,27 x 12,96		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNHN.F.Sa 260		31,13 x 13,5			
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNHN.F.Sa 261			18,11 x 13,02		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	NMB Ss90		27,7 x 11,5			Peigné (2012)
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNHN.F.Sa 245		31,16 x 13,39	18,94 x 12,54	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNHN.F.Sa 246		32,62 x 13,98	19,05 x 12,15	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Faluns d' Anjou)	M 4806		29,4 x 12,7			Peigné (2012)
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20810 (d)	13,42 x 6,9	28,51 x 12,78	17,66 x 11,69	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20810 (i)		29,9 x 12,36	17,33 x 11,62	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20813	16,53 x 8,59				
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20820 (d)	14,96 x 7,58	29,89 x 12,1	16,98 x 10,7		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20820 (i)		29,56 x 13,33	16,84 x 11,15		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20815a		30,36 x 12,65			
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20819		30,69 x 14,05			

S7. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de La Retama. Abreviaturas: d, lado derecho; i, lado izquierdo.

Taxón (Localidad)	Especímenes	M2	Notas	Referencias
<i>Plithocyon antunesi</i> (Quinta da Farinheira)	s/n	14,9 x 19,32		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNHN.F.Sa 244 (d)	15,52 x 22,06	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNHN.F.Sa 244 (i)	15,27 x 21,86	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNHN.F.Sa 13973	16,73 x 20,36		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20810	14,5 x 18,38	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20818	13,18 x 18,28		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20821 (d)	13,55 x 18,41		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20821 (i)	13,5 x 19,31		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20816 (d)	14,13 x 18,13		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20816 (i)	14,76 x 19,69		

S8. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de La Retama. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo.

Taxón (Localidad)	Especímenes	P4	M1	M2	p4	m1	m2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon mayoralis</i> (Tarazona de Aragón)	MPZ 2000/3569 (d)	27,88 x 17,86	23,26 x 24,8	18,49 x 24,67					
<i>Hemicyon mayoralis</i> (Tarazona de Aragón)	MPZ 2000/3569 (i)		24,56 x 26,88	18,72 x 24,42					
<i>Hemicyon mayoralis</i> (Tarazona de Aragón)	MPZ 97/600						25,27 x 16,38		
<i>Hemicyon</i> sp. aff. <i>H. sansaniensis</i> (La Barranca)	MNCN 73146					36,27 x 15,47			
<i>Hemicyon</i> sp. aff. <i>H. sansaniensis</i> (La Barranca)	MNCN 73147					35,81 x 15,17			
<i>Hemicyon</i> sp. aff. <i>H. sansaniensis</i> (La Barranca)	MNCN 73148						24,5 x 15,57		
<i>Hemicyon</i> sp. aff. <i>H. sansaniensis</i> (La Barranca)	MNCN 73149						24,55 x 15,02		
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	FSL 5016		27,77 x 30,45						
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	MHNL LGR 1144		31,6 x 34,91						
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	MHNL LGR 1145			27,1 x 37,21					
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	MHNL LGR 1385					41,82 x 21,58	33,06 x 21,54	Holotipo	
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26594 (d)	25,99 x 17,24	22,64 x 24,86	18,23 x 25,8	16,78 x 9,5	32,84 x 15,03	23,61 x 15,82	Holotipo	
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26594 (i)	25,2 x 16,69	23,06 x 24,98	18,23 x 25,24	16,4 x 9,28	33,79 x 14,52	23,78 x 15,43	Holotipo	
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26595 (i)	24,91 x 15,13	20,51 x 23,37	17,79 x 23,48					
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26595 (d)						20,41 x 13,45		
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26596				14,95 x 7,68	31,31 x 13,22	19,03 x 13,34		
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Tung Gur escarpe)	AMNH FM 26213				16,95 x 8,73	34,46 x 14,14	22,92 x 15,58		

S9. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado de los yacimientos de Puente de Vallecas y Carpetana. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo.

Taxón (Localidad)	Especímenes	M2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16503	13,69 x 17,19		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	s/n	14,5 x 18,3		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bezian)	Be 7402	17,5 x 21,8		Ginsburg y Bulot (1982)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pellecahus)	Coll. Bulot	15,5 x 9,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal du Gers)	MHNT.PAL.2004.0.67.1	12,58 x 15,67		
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 6412	10,9 x 12	Holotipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Henares 1)	MNCN 49363	17,98 x 23,97		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Fs 2947	15,7 x 17,4		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 40	17 x 22,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 41	15,5 x 18,8		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 3861	18 x 22,2		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	SAN 347	21,44 x 27,24		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SIM 1995 29	20,78 x 27,64		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 330	19,6 x 24,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SML 362	20,2 x 22,85		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SEP 149	21,2 x 13,8		Ginsburg y Morales (1998)

S10. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Carpetana.

Taxón (Localidad)	Especímenes	M1	M2	Notas	Referencias
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73197		13,38 x 18,49		
<i>Plithocyon antunesi</i> (Quinta da Farinheira)	s/n		14,9 x 19,32		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	Sa 244 (i)	21,37 x 22,54	15,27 x 21,86	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	Sa 244 (d)	21,37 x 22,44	15,52 x 22,06	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20810	18,67 x 20,31	14,5 x 18,38	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20816 (d)	20,53 x 22,44	14,13 x 18,13		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20816 (i)	22 x 21,9	14,76 x 19,69		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20818	19,12 x 19,98	13,18 x 18,28		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20821 (i)	19,77 x 20,73	13,5 x 19,31		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20821 (d)	18,94 x 20,29	13,55 x 18,41		
<i>Plithocyon ursinus</i> (Santa Fe)	AMNH FM 21101 (i)	22,93 x 25,34	15,05 x 24,75	Neotipo	
<i>Plithocyon ursinus</i> (Santa Fe)	AMNH FM 21101 (d)	22,8 x 24,5		Neotipo	

S11. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Paracuellos 5. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo.

Taxón (Localidad)	Especímenes	m1	Notas	Referencias
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73200	25,76 x 11,11		
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73196	23,83 x 12,2	Holotipo	
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73198	25,11 x 11,48		
<i>Plithocyon antunesi</i> (Olival da Suzana)	s/n	30,38 x 14,42	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Arroyo del Val)	MNCN 73141	28,61 x 13,8		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Arroyo del Val)	MNCN 73142	27,47 x 13,18		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNHN.F.Sa 245	31,16 x 13,39	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNHN.F.Sa 246	32,62 x 13,98	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNHN.F.Sa 1954-9	27,03 x 11,8		
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	Fs 3833	20,34 x 8,51	Holotipo	
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	M 4837	17,81 x 8,21		
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	Fs 2373	21,5 x 8,89		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20810 (d)	28,51 x 12,78	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20810 (i)	29,9 x 12,36	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20815a	30,36 x 12,65		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20819	30,69 x 14,05		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20820 (d)	29,89 x 12,1		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20820 (i)	29,56 x 13,33		

S12. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Paracuellos 5. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo.

3.2. Cuenca del Ebro



Introducción

El yacimiento paleontológico de Tarazona de Aragón se encuentra en la provincia de Zaragoza, próximo a la localidad del mismo nombre, concretamente en el camino que comunica Tarazona con El Busto, en el borde sur de la Cuenca del Ebro (Astibia et al., 1981; Valdés et al., 1986) (Fig. 62). Esta cuenca representa la última fase de la evolución de la cuenca de antepaís surpirenaica, donde el emplazamiento de los cabalgamientos surpirenaicos entre el Oligoceno superior y el Mioceno inferior, hizo que los materiales terciarios sedimentasen con un solapamiento (*on-lap*) hacia el sur (materiales más modernos hacia el margen ibérico y los más antiguos hacia el margen pirenaico) (Pardo et al., 2004).

El lugar fue descubierto por el paleontólogo E. Mayoral (UHU). En marzo de 1981 fue visitado por los paleontólogos J. Morales (MNCN-CSIC), M. A. Lamolda (UPV/EHU), G. Cuenca (UNIZAR) y H. Astibia (UPV/EHU), quien realizó varias campañas de excavación con alumnos de la Sección de Biología de la Universidad del País Vasco. Desde el punto de vista geológico, el yacimiento está constituido principalmente por niveles arcillosos con restos fósiles en toda la secuencia, interpretados como un ambiente palustre-lacustre somero bajo un clima relativamente seco y cálido (Astibia et al., 1981; Valdés et al., 1986; Murelaga et al., 2008). La asociación de micromamíferos de Tarazona puede ser correlacionada con la zona Dd (MN5, Aragoniense medio, Mioceno medio) de Daams et al. (1999b) en la Cuenca de Calatayud-Teruel (Álvarez-Sierra et al., 2006a; Murelaga et al., 2008). En este trabajo se ha realizado una revisión del material atribuido al hemiciónido *Hemicyon mayoralii* por Astibia et al. (2000).

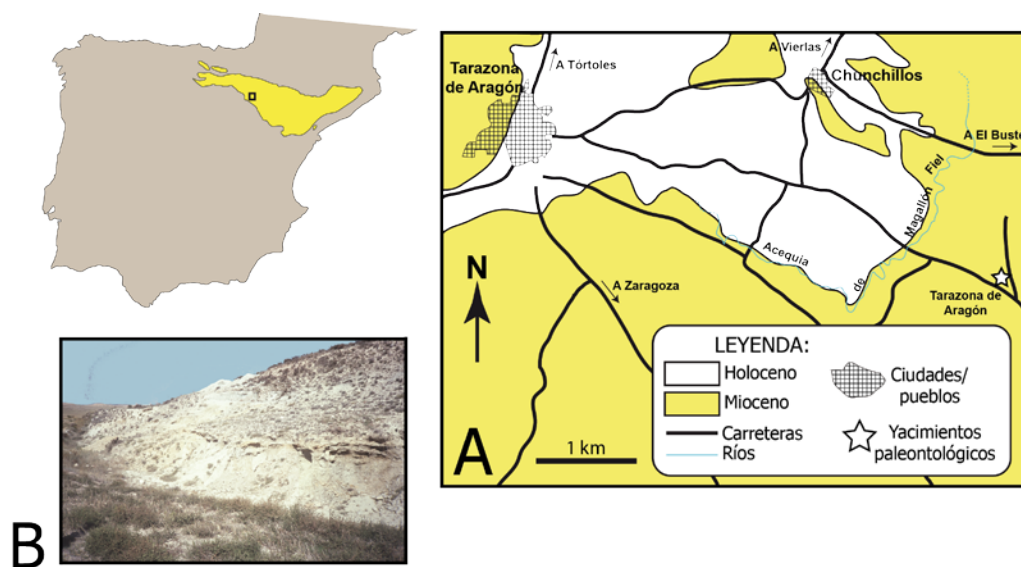


Fig. 62. **A:** mapa geológico con la situación del yacimiento paleontológico de Tarazona de Aragón (Zaragoza). Modificado del MAGNA 1:50.000 de Tarazona, nº 320 (Castiella, 1977). **B:** afloramiento del yacimiento paleontológico de Tarazona de Aragón. Fotografía cedida por el Dr. Jorge Morales.

Subfamilia Hemicyoninae Frick, 1926

Género *Dinocyon* Jourdan, 1861

Dinocyon mayoralii (Astibia, Morales y Ginsburg, 2000)

2000-*Hemicyon mayoralii* Astibia, Morales y Ginsburg, Pl. I, Figs.1-3

Yacimiento: Tarazona de Aragón, Zaragoza

Edad: MN5 (zona local Dd, Aragoniense medio, Mioceno medio)

Asignación previa: el fragmento anterior de cráneo MPZ 2000/3569 (TE.572), el m1 MPZ 97/599 (T2. 261) y el m2 MPZ 97/600 (T2. 220), fueron atribuidos a *Hemicyon mayoralii* por Astibia et al. (2000, Pág.71), con MPZ 2000/3569 (TE.572) elegido como el holotipo.

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: MPZ 2000/3569 (TE.572): fragmento anterior de cráneo. Individuo adulto. Consta de P2-M2 derechos y P3-M2 izquierdos. **Dentición inferior aislada:** **m1:** MPZ 97/599 (T2. 261) (izdo.); **m2:** MPZ 97/600 (T2. 220) (dcho.). Todos estos especímenes pertenecen al mismo individuo. Medidas realizadas en la Tabla 13.

Descripción

Fragmento anterior de cráneo (MPZ 2000/3569) (Fig. 63): está muy deformado y fracturado. En la zona más rostral de la Figura 63.1A. se identifican dos alveolos pequeños para el I1 e I2 izquierdos y otro más grande para el I3 izquierdo. Los tres alveolos están acompañados de un gran surco elíptico de la fisura palatina izquierda. Muy cerca de esta zona destaca el gran alveolo para el canino derecho y rostral a este, los tres alveolos para el I3, I2 e I1 derechos. En el lado opuesto (Fig. 63.1B) se observa el alveolo del canino izquierdo. En vista dorsal destaca uno de los huesos nasales (Fig. 63.1B), cuya longitud es incierta. En la parte lateral del fragmento de maxilar izquierdo se conserva parte del inicio del arco cigomático, con su origen en el M2. En vista ventral, la zona de inserción de los dientes es muy rugosa. En ella se observa un marcado surco palatino, atravesado por una crista media importante, que se prolonga en sentido caudal desde el protocono de P4 y hacia el M1.

El P2 y P3 son dientes alargados y elípticos mesodistalmente. La anchura de estos dientes aumenta considerablemente hacia la región mesial. El P2 es más pequeño que el P3 y su cúspide principal está un poco más desplazada hacia el extremo mesial de la corona. La parte distal del ápice y el extremo distal del P2 están dañados y el P3 derecho tiene su extremo distal más deteriorado que el mesial. De la cúspide principal descienden dos cristas, una mesolingual y otra distal. En la parte conservada de la crista distal del P2 y en los P3 no hay cúspides distales accesorias. El lado labial está mucho más abombado que el lingual, y en este último se forma un cingulo importante.

El P4 es más grande que los dos premolares anteriores y es bastante robusto. La carnicera derecha está mucho mejor conservada que la izquierda. Este diente es alargado mesodistalmente y subtriangular. El lado labial, y los extremos mesial y distolingual son las zonas más deterioradas. La cara labial es más abombada que la lingual y el cóngulo de la primera está mucho menos desarrollado. El paracono presenta una gran faceta de desgaste, inclinada en sentido distolingual y prolongada hasta la hendidura profunda, que le separa de la zona distal del diente. Todo el lado lingual de esta última zona tiene una gran faceta de desgaste y bajo esta, hay otra faceta importante pero más tenue.

La mayor parte del lado mesial del paracono está deteriorado y hacia la zona apical no se observa ninguna crista. El extremo mesial del paracono está muy mal conservado como para saber si hubo o no un parastilo. En el lado mesolingual del paracono se observa una crista tenue, que contacta con el cóngulo en el extremo mesial del protocono. Esta cúspide presenta en las dos carniceras una faceta de desgaste inclinada en sentido mesolingual, aunque en el diente izquierdo el grado de desgaste es menor, y está separado del resto del diente por un surco longitudinal estrecho. El protocono ocupa una posición media con respecto al paracono, es alargado mesodistalmente, está muy poco proyectado y su sentido de proyección es distal.

El M1 tiene un contorno subcuadrado, con su mayor longitud en el lado labial, y su aspecto es muy robusto. El molar izquierdo se conserva mucho mejor que el derecho. En la zona labial destaca un cóngulo muy desarrollado que rodea al paracono y al metacono. El paracono es un poco más grande que el metacono, son cónicas, se sitúan al mismo nivel y están separadas por una hendidura central profunda.

Hacia esta hendidura descienden la crista distal del paracono y la mesial del metacono. En el lado opuesto de cada cúspide desciende una segunda crista que se une con el cóngulo. En el contacto de la crista mesial del paracono con el cóngulo se forma un parastilo pequeño. En ambos molares, los ápices del paracono y del metacono presentan facetas de desgaste importantes, y en el M1 izquierdo la faceta del paracono es mayor que la del metacono. La faceta del paracono del M1 izquierdo está inclinada en sentido distolabial y la faceta del metacono de los dos dientes se inclina en sentido distolingual. Entre estas dos cúspides y la crista media destaca una faceta de desgaste grande y elíptica, que se inclina en sentido mesolabial. En la crista media se observa un metacónulo muy bajo y robusto. La rama mesial de la crista media está deteriorada y describe un arco grande, en su ascenso hacia el extremo mesolabial del diente. El arco que forma la postmetaconulocrista es más pequeño y se dirige hacia el extremo distolabial. El extremo mesolingual del diente está poco desarrollado y en él destaca un cóngulo importante, cuyo espesor aumenta hacia la región distal. En este punto se observa un hipocono que está acompañado de crenulaciones más pequeñas a lo largo del cóngulo. El lado mesial de los dos molares se conserva muy mal y el distal del diente izquierdo está muy poco inclinado en sentido mesial.

El M2 es subrectangular y su talla se acerca bastante a la de M1. Los lados mesial y distal son bastante paralelos entre sí. En el lado labial destaca un cóngulo muy desarrollado que, engloba a un paracono mucho más grande que el metacono. Ambas cúspides son cónicas y se sitúan al mismo nivel. Esto último genera un lado labial biconvexo, en lugar de una fuerte inclinación en sentido distal como en otros molares homólogos. En el M2 derecho el metacono

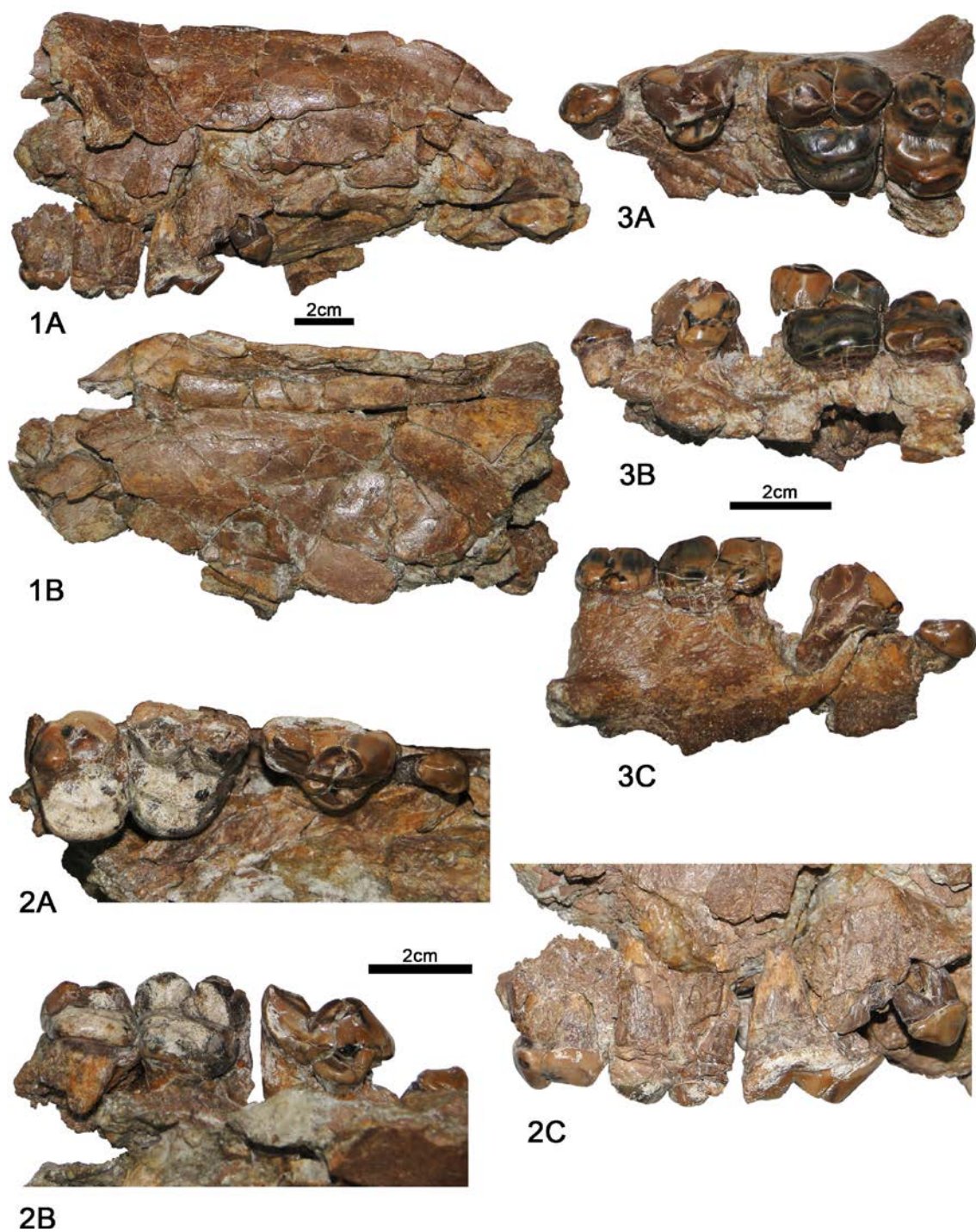


Fig. 63. MPZ 2000/3569, fragmento anterior de cráneo de *Dinocyon mayoralii* de Tarazona de Aragón (Zaragoza): **1A**, vista lateral; **1B**, vista dorsolateral. **2**, detalle de la dentición: **2A**, vista oclusal; **2B**, vista lingual; **2C**, vista labial. **3**, fragmento izquierdo del mismo ejemplar: **3A**, vista oclusal; **3B**, vista lingual; **3C**, vista labial.

está prácticamente intacto, pero el paracono presenta una gran faceta de desgaste inclinada en sentido distolabial. En el M2 izquierdo ambas cúspides están desgastadas, con la faceta del paracono más grande que la del metacono e inclinada en sentido mesolingual, mientras que la faceta del metacono lo está en sentido distolingual. Estas dos cúspides están separadas por

una hendidura profunda, hacia donde desciende la crista mesial del metacono. Su crista distal se interrumpe por el desgaste del lado distal del diente. La crista mesial del paracono forma un parastilo pequeño en el contacto con el cingulo. En la porción conservada de la rama mesial de la crista media del M2 izquierdo, hay un protocono robusto y muy bajo. La rama distal se interrumpe por el desgaste de la corona. La zona lingual del M2 derecho está muy deteriorada y en el molar izquierdo hay una gran faceta de desgaste.

Dentición inferior aislada:

m1 (MPZ 97/599) (Fig. 64.2): este diente ha perdido todo el paracónido y gran parte del lado mesial del protocónido ($L_{tal}=14,86^*$ mm). En vista oclusal, el extremo distal del talónido está ligeramente inclinado en sentido distal. Su redondez queda interrumpida por una faceta grande y ovalada para el trigónido del m2. Los lados labial y lingual están muy deteriorados. El protocónido es mucho más grande y más alto que el metacónido. En la zona apical del protocónido sólo se conserva una pequeña porción de la crístida distal. El metacónido está bastante desarrollado y se sitúa en posición distal, con respecto al protocónido. En el lado labial del talónido hay una faceta de desgaste grande, inclinada en sentido distolabial. A ambos lados de esta faceta se observan dos crístidas, una mesial que se dirige hacia el protocónido y otra distal, que cierra a la cuenca en su unión con la crístida lingual del talónido. La cuenca es somera y se inclina en sentido distal. La crístida lingual está muy deteriorada y en ella se observa, al menos, una cúspide grande. Bajo la corona, se conserva una pequeña porción de la raíz distal.

m2 (MPZ 97/600) (Fig. 64.3): en el fragmento óseo en el que está insertado el m2 sólo destaca el alveolo del m3. El m2 es un diente bastante robusto, y alargado y elíptico mesodistalmente. En vista oclusal, el extremo mesial se inclina bastante en sentido distal y tiene una faceta grande y triangular, para el talónido del m1. En el extremo distal falta bastante esmalte en su zona labial y conserva una porción pequeña de la faceta para el m3. La cara labial está más tendida que la lingual y ambas están muy deterioradas. El ápice del protocónido presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolabial. Este desgaste también afecta a la crístida mesial del protocónido. El metacónido está relativamente bien conservado. El protocónido es más alto y más grande que el metacónido y este último, está un poco desplazado distalmente. La crístida lingual del protocónido y la labial del metacónido contactan en una hendidura central profunda, dividiendo al diente en dos cuencas someras. En la parte mesolingual de la crístida que rodea a la cuenca del trigónido, destaca un paracónido moderadamente desarrollado. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido alto, robusto y situado en posición distal. En el lado labial, entre el protocónido y el hipocónido se observa una faceta de desgaste importante. La muralla lingual del talónido es alta. La crístida lingual del talónido está mal conservada y en ella se observa una cúspide grande, con una faceta de desgaste inclinada en sentido mesolabial. La cuenca del talónido está un poco inclinada en sentido mesial. El deterioro en la zona distal de la cuenca no permite conocer si esta, fue cerrada por la unión de las crístidas distales de la cúspide lingual y del hipocónido.

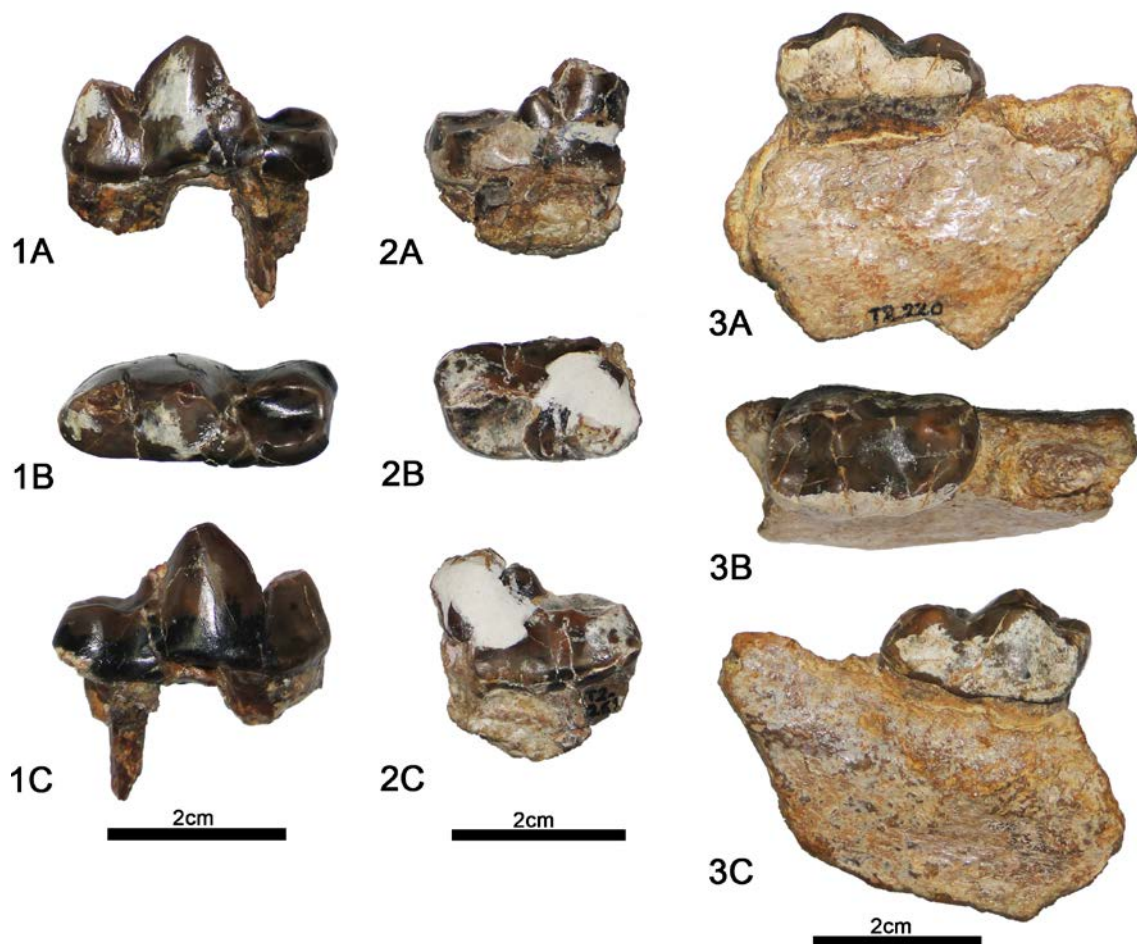


Fig. 64. Dentición inferior aislada de Tarazona de Aragón (Zaragoza). **1**, MPZ 97/601, m1 derecho de *Hemicyon sansaniensis*: **1A**, vista lingual; **1B**, vista oclusal; **1C**, vista labial. **2**, MPZ 97/599, m1 izquierdo de *Dinocyon mayoralis*: **2A**, vista lingual; **2B**, vista oclusal; **2C**, vista labial. **3**, MPZ 97/600, m2 derecho de *Dinocyon mayoralis*: **3A**, vista lingual; **3B**, vista oclusal; **3C**, vista labial.

Especímenes	P2	P3	P4	M1	M2	LP4+M1	LP4-M2	LM1+M2
MPZ 2000/3569 (d)	11,03 x 7,17	12,80* x 8,89	27,88* x 17,86*	23,26* x 24,80*	18,49 x 24,67	52,16*	70,13*	41,53*
MPZ 2000/3569 (i)		13,17 x 8,86		24,56* x 26,88	18,72 x 24,42*			42,31*

Especímenes	m2
MPZ 97/600 (d)	25,27* x 16,38

Tabla 13. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior e inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Tarazona de Aragón. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

Discusión

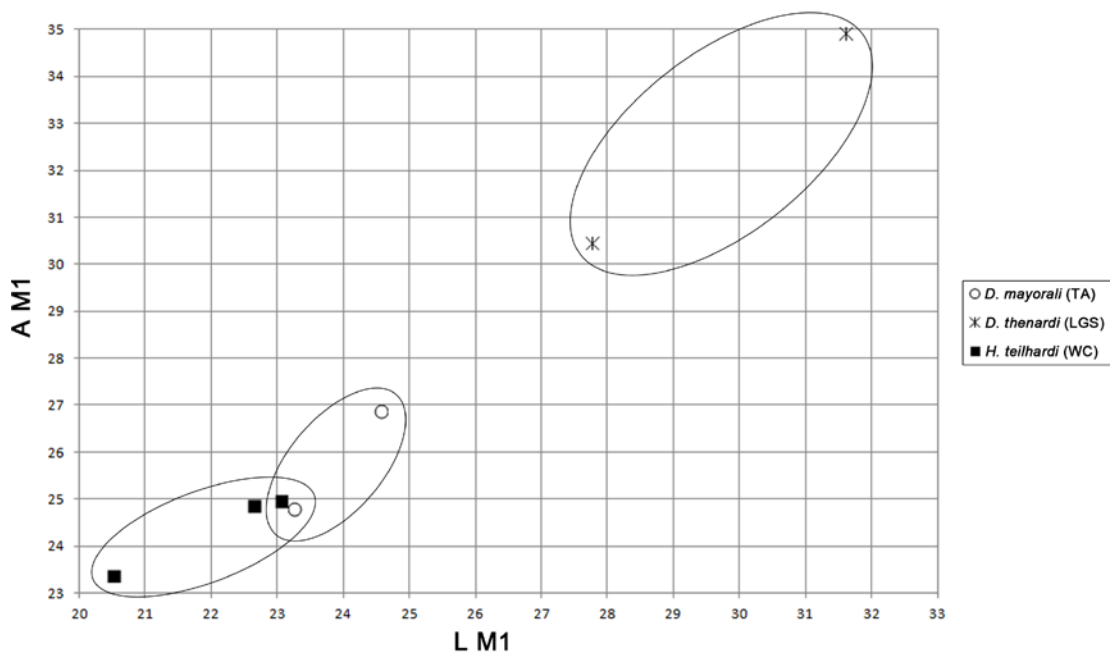
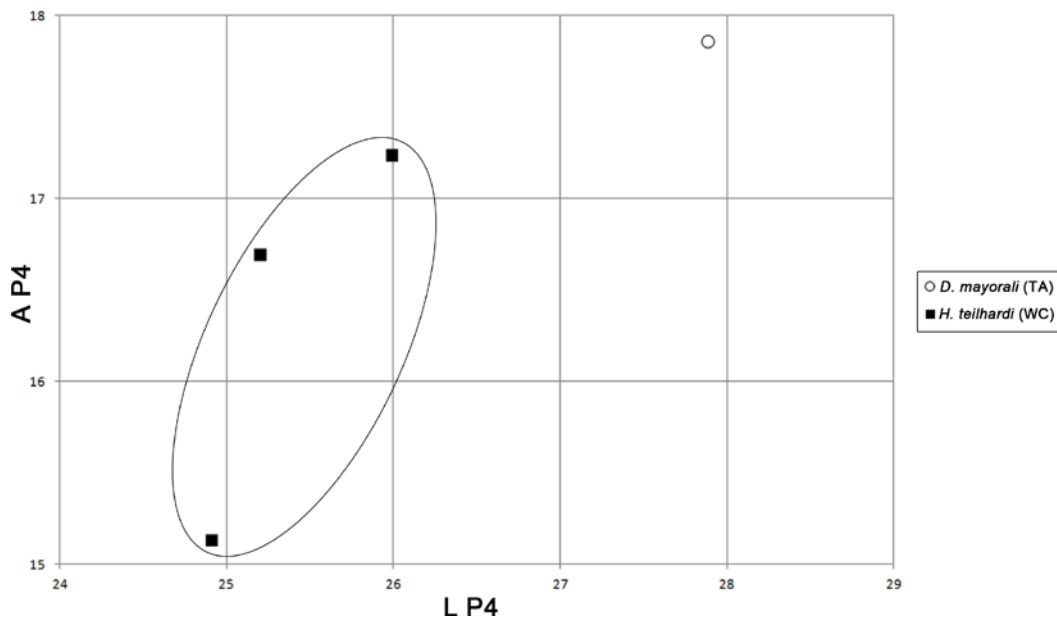
La posición media del protocono de P4, la gran longitud y estrechez de los molares superiores, la ausencia de M3, y el escaso desarrollo del metacónido de m1, han permitido considerar a este individuo como un hemiciónido. La robustez del metacónulo de M1 y el

protocono bajo de M2 recuerdan a *Hemicyon*, sin embargo, en este el M1 tiene un metacónulo mucho más alto y el protocono de M2 es más grácil. Además, difiere de *H. sansaniensis* por tener un protocono de P4 mucho menos proyectado lingualmente, y un M1 con el extremo mesolingual poco desarrollo y con el lado distal muy poco inclinado en sentido mesial. *H. stehlini* presenta un protocono de P4 más acortado, más proyectado lingualmente y con un sentido de proyección mesial, pero comparte el extremo mesolingual poco desarrollado del M1 y algunos ejemplares como el maxilar de Artesilla (MN4) (MPZ-16503), la inclinación de su lado distal es similar al estudiado, pero otros presentan una doble inclinación en sentido mesial como el cráneo de Montréal du Gers (MN4) (MHNT.PAL.2004.0.67.1). Por otro lado, la escasa altura del metacónulo en el M1 es similar a los ejemplares de *Dinocyon thenardi* de La Grive-Saint-Alban (MN 7/8) (FSL 5016, MHNL LGR 1144), pero esta cúspide es igual de robusta en FSL 5016 y mucho más grácil en MHNL LGR 1144. El extremo mesolingual de estos dos M1 también está poco desarrollado, pero el lado distal está más inclinado en sentido mesial. El M2 de *D. thenardi* de La Grive-Saint-Alban (MHNL LGR 1145) está bastante deteriorado, pero su lado mesial está mucho más inclinado en sentido distal que en los M2 de Tarazona. La talla de los dientes de La Grive-Saint-Alban es significativamente mayor a los de Tarazona (Fig. 65).

El fragmento de m1 de Tarazona se ha relacionado provisionalmente con la dentición superior, ya que su tamaño es mayor que la del otro m1 hallado en esta localidad (MPZ 97/601). Su metacónido ocupa una posición distal, a diferencia de la posición más mesial en algunos ejemplares de *Phoberocyon*. Si perteneciese a *Dinocyon*, comparte con el holotipo de *D. thenardi* de La Grive-Saint-Alban (MHNL LGR 1385) la situación distal del metacónido y la inclinación en sentido distal de la cuenca del talónido. Desgraciadamente el diente de Tarazona tiene el resto del talónido muy mal conservado. En el m2 destaca un paracónido importante, cuyo desarrollo recuerda a MHNL LGR 1385 y a los especímenes de Puente de Vallecas (MN5) y La Barranca (MN6). En todos ellos el paracónido está mucho menos desarrollado que en *Phoberocyon*, donde esta cúspide puede tener una altura muy cercana a la del metacónido. El hipocónido del ejemplar de La Grive está desgastado, pero al igual que en el diente estudiado, Puente de Vallecas y La Barranca, es robusto. Esta cúspide es alta y se sitúa en posición distal, como en Puente de Vallecas y La Barranca. La muralla lingual del talónido es alta como en el m2 de La Grive, pero supera en altura a los de Puente de Vallecas y La Barranca. La cuenca del talónido de los especímenes de La Grive y La Barranca se inclina en sentido distal, mientras que en Tarazona y Puente de Vallecas lo hace ligeramente en sentido mesial. En cuanto a la talla, el diente de Tarazona es significativamente más pequeño que el holotipo de *D. thenardi*, pero se acerca bastante a las dimensiones de Puente de Vallecas y La Barranca (Fig. 66). Teniendo en cuenta la similitud de caracteres morfológicos con *Dinocyon* y la talla considerablemente menor a la especie tipo de este género, se ha cambiado la atribución de los ejemplares de Tarazona a *Dinocyon mayoralis* (Astibia et al., 2000). Esto supone una ampliación considerable del rango biocronológico de *Dinocyon* hasta la MN5.

La dentición de *Hemicyon teilhardi* tiene un aspecto robusto como la de Tarazona y el paracónido del m2 tiene un desarrollo bastante similar. Otro de los caracteres compartidos con los ejemplares estudiados son: el protocono del P4 se proyecta en sentido distal; el extremo mesolingual del M1 está poco desarrollado; la rama distal de la crista media del M1 es robusta; el metacónido de m1 está bastante desarrollado y ocupa una posición distal, con respecto al protocónido; la cuenca del talónido se inclina en sentido distal; el hipocónido de

m2 es alto, robusto y ocupa una posición distal; y la muralla lingual del talónido de m2 es alta. No obstante, *H. teilhardi* presenta algunas diferencias como: el protocono del P4 está más proyectado lingualmente; el lado distal del M1 está más inclinado en sentido mesial; el M2 tiene un aspecto más arriñonado y el metacono ocupa una posición más lingual, con respecto al paracono, generando una mayor inclinación del lado labial en sentido distal. La talla de los dientes de *H. teilhardi* son bastante cercanos a los de Tarazona (Figs. 65 y 66). Teniendo en cuenta esto y las similitudes morfológicas, sería recomendable hacer una revisión de este taxón.



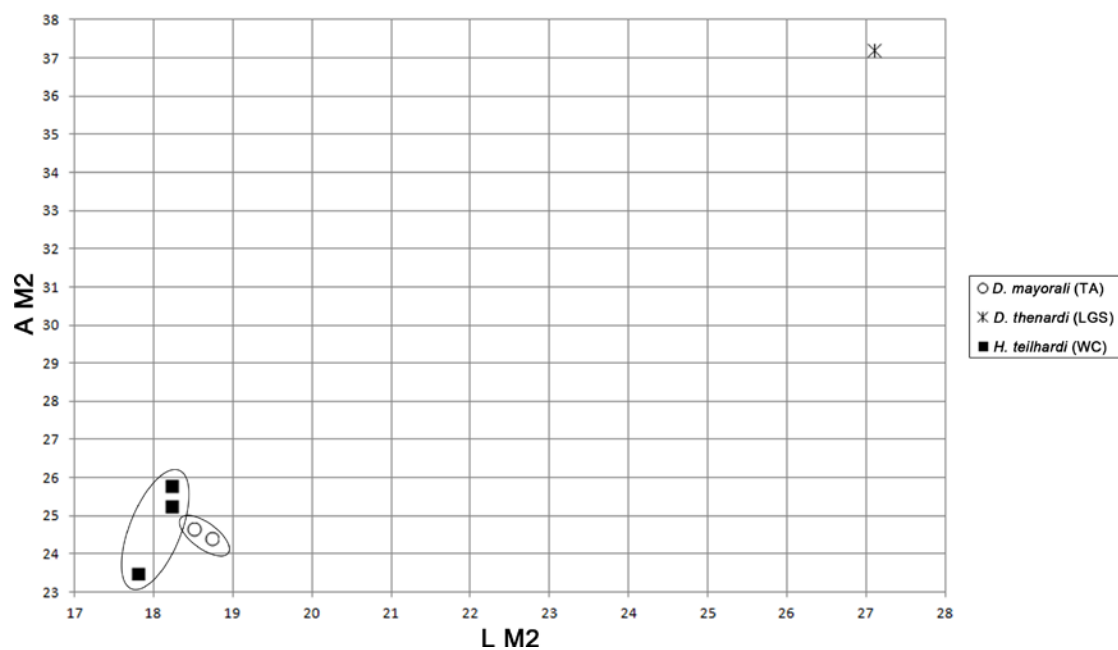


Fig. 65. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de Tarazona de Aragón. Abreviaturas: **LGS**, La Grive-Saint-Alban; **TA**, Tarazona de Aragón; **WC**, Wolf Camp. Medidas empleadas en la Tabla S13 (ver material suplementario).

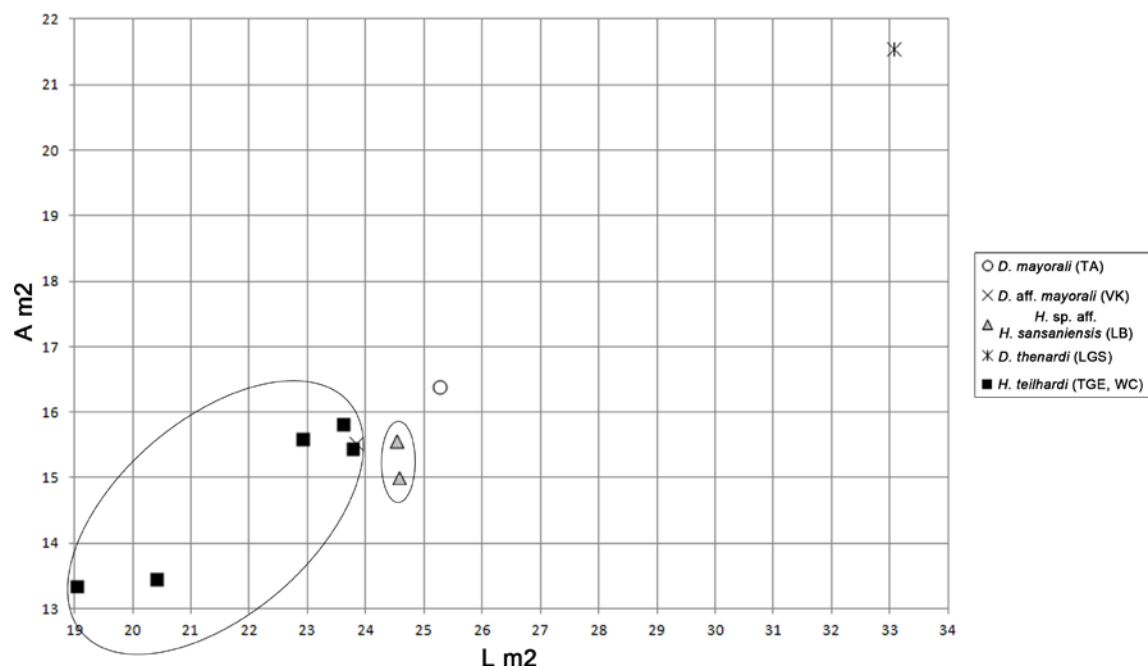


Fig. 66. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Tarazona de Aragón. Abreviaturas: **LB**, La Barranca; **LGS**, La Grive-Saint-Alban; **TA**, Tarazona de Aragón; **TGE**, Tung Gur escarpe; **VK**, Puente de Vallecas; **WC**, Wolf Camp. Medidas empleadas en la Tabla S13 (ver material suplementario).

Género *Hemicyon* Lartet, 1851

Hemicyon sansaniensis Lartet, 1851

2000-*Hemicyon mayoralii* Astibia, Morales y Ginsburg, Pl. I, Fig. 2

Yacimiento: Tarazona de Aragón, Zaragoza

Edad: MN5 (zona local Dd, Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición inferior aislada: m1: MPZ 97/601 (T2. 101) (dcho.). Medidas (en mm): m1=31,44* x 13,10*

Descripción

m1 (MPZ 97/601) (Fig. 64.1): es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. El extremo mesial es estrecho y redondeado, mientras que el distal es más ancho, está muy poco inclinado distalmente y su redondez se interrumpe por la presencia de una gran faceta cóncava para el trigónido del m2. En el lado labial destaca un cingulo bien definido. El protocónido es la cúspide más grande y más alta, seguida del paracónido y el metacónido. El ápice del protocónido tiene una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido distolabial. A lo largo de su ladera mesolabial se observa una faceta de desgaste mucho más grande. De su ápice descienden dos crístidas, una mesial que contacta en una hendidura profunda con lo poco que se conserva de la crístida distal del paracónido, y otra crístida distal mejor conservada, que desciende hacia otra hendidura más pequeña que la separa del metacónido. En vista ocusal, el paracónido tiene una ligera torsión hacia el lado lingual, describiendo un recorrido sigmoidal con las otras dos cúspides del trigónido. En vista lateral, su ladera mesial está inclinada en sentido distal. Su ápice presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolabial, y otra más grande a lo largo de su lado distolabial. El metacónido está bastante desarrollado y ocupa una posición muy distal, prácticamente por detrás del protocónido. El trigónido es más largo que el talónido (Ltri=22,63* mm; Ltal=12,79* mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido bajo, grácil y situado en posición mesial, cuya crístida distal se conserva mejor que la mesial y cierra a la cuenca, en su unión con la crístida lingual. La zona distolabial está muy mal conservada como para conocer el grado de su constricción labial entre el protocónido y el hipocónido. La cuenca del talónido es somera y se inclina en sentido distal. En la crístida lingual se observan dos cúspides muy bajas, donde el entocónido es más grande y más alto que el entoconúlido. Bajo la corona, la raíz distal está relativamente mejor conservada que la mesial.

Discusión

Este molar se ha considerado perteneciente a un hemiciónido, por el escaso desarrollo del metacónido. Se diferencia de *Phoberocyon* por: la cuenca del talónido está inclinada en sentido distal; las cúspides linguales del talónido son más bajas y el entocónido es la cúspide más grande y más alta; el hipocónido es más bajo y se sitúa en posición mesial. Difiere del holotipo de *Plithocyon armagnacensis* de Sansan (MN6), por la menor altura y mayor gracilidad del hipocónido, y por tener las cúspides linguales del talónido más bajas, pese a que el entocónido también es la cúspide más grande y más alta. Por el contrario, todos los caracteres comentados de MPZ 97/601 recuerdan más a *Hemicyon*. Su talla se encuentra dentro del rango de variación de los m1 de Faluns de Touraine y d'Anjou (MN5) y Sansan, considerados como *Hemicyon sansaniensis*, destacando su proximidad con la del holotipo de esta última localidad (Sa 226) (Fig. 67). Por ello, el ejemplar estudiado se ha atribuido a *H. sansaniensis*.

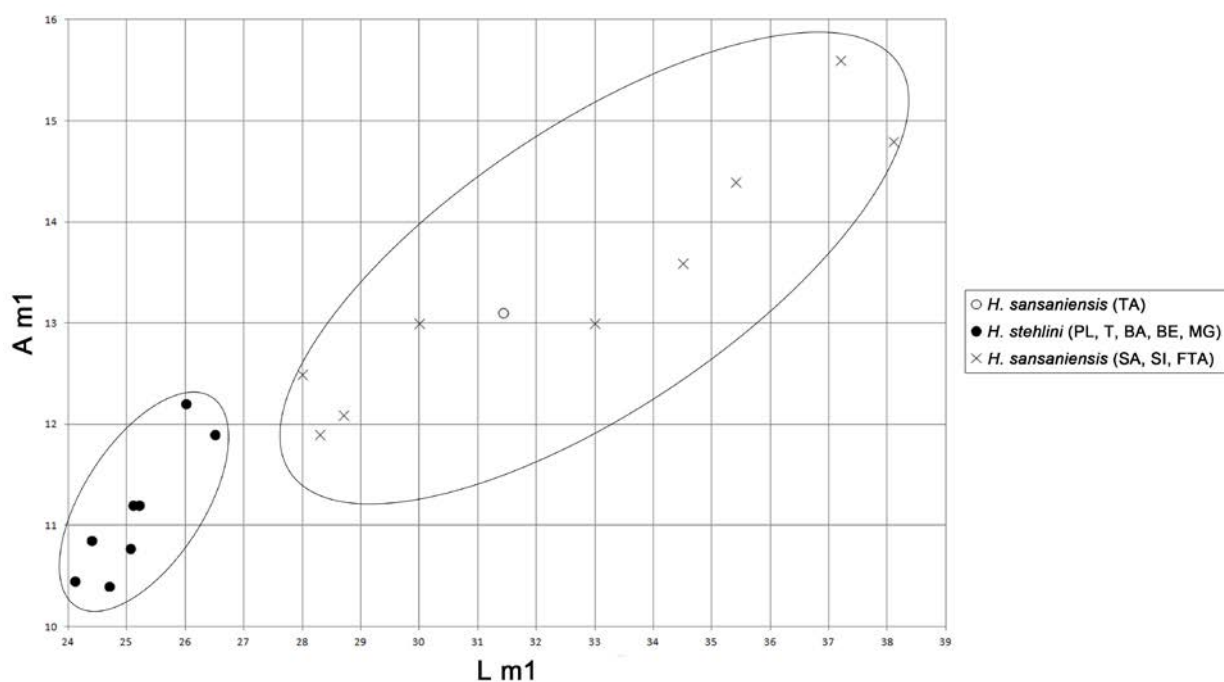
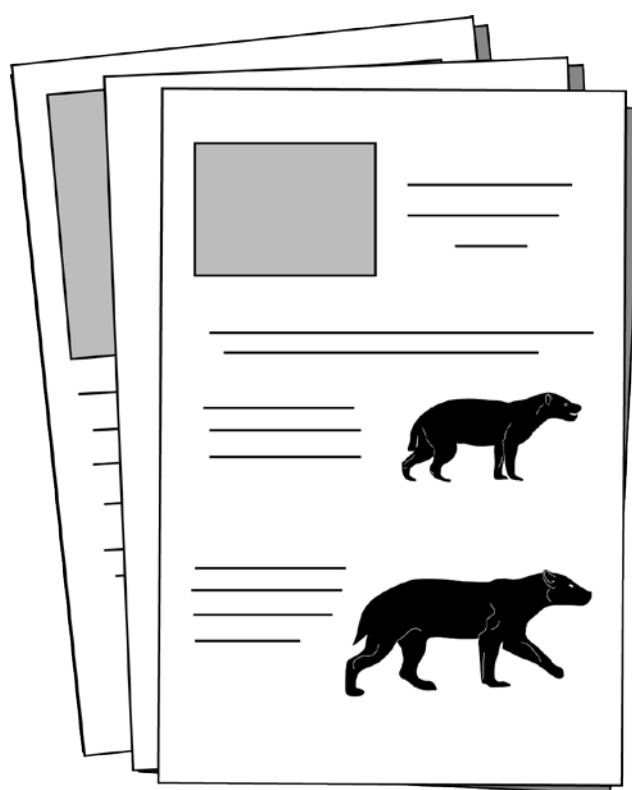


Fig. 67. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Tarazona de Aragón. Abreviaturas: **BA**, Baigneaux; **BE**, Bézian; **FTA**, Faluns de Touraine y d'Anjou; **MG**, Montréal du Gers; **PL**, Pontlevoy; **SA**, Sansan; **SI**, Simorre; **T**, Tavers; **TA**, Tarazona de Aragón. Medidas empleadas en la Tabla S14 (ver material suplementario).

Material Suplementario



Taxón (Localidad)	Especímenes	P4	M1	M2	m2	Notas	Referencias
<i>Dinocyon</i> aff. <i>mayorali</i> (Puente de Vallecas)	Rotondo 3690				23,83 x 15,52		
<i>Hemicyon</i> sp. aff. <i>H. sansaniensis</i> (La Barranca)	MNCN 73148				24,5 x 15,57		
<i>Hemicyon</i> sp. aff. <i>H. sansaniensis</i> (La Barranca)	MNCN 73149				24,55 x 15,02		
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	FSL 5016		27,77 x 30,45				
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	MHNL LGR 1144		31,6 x 34,91				
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	MHNL LGR 1145			27,1 x 37,21			
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	MHNL LGR 1385				33,06 x 21,54	Holotipo	
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26594 (d)	25,99 x 17,24	22,64 x 24,86	18,23 x 25,8	23,61 x 15,82	Holotipo	
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26594 (i)	25,2 x 16,69	23,06 x 24,98	18,23 x 25,24	23,78 x 15,43	Holotipo	
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26595 (i)	24,91 x 15,13	20,51 x 23,37	17,79 x 23,48			
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26595 (d)				20,41 x 13,45		
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26596				19,03 x 13,34		
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Tung Gur escarpe)	AMNH FM 26213				22,92 x 15,58		

S13. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Tarazona de Aragón. Abreviaturas: d, lado derecho; i, lado izquierdo.

Taxón (Localidad)	Especímenes	m1	Notas	Referencias
<i>Hemicyon stahlini</i> (Pont-Levoy)	No. 969	25,05 x 10,77	Holotipo	
<i>Hemicyon stahlini</i> (Pont-Levoy)	Museum Paris FP 2640	25,1 x 11,2		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stahlini</i> (Tavers)	s/n	26,5 x 11,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stahlini</i> (Baigneaux)	Bale S.O. 6728	26 x 12,2		Kuss (1965)
<i>Hemicyon stahlini</i> (Bezan)	Be 8101	25,2 x 11,2		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stahlini</i> (Bezan)	Be 8202	24,4 x 10,85		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stahlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n	24,7 x 10,4		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stahlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n	24,1 x 10,45		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 226	33 x 13	Holotipo	Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 229	35,4 x 14,4		Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 13972	38,1 x 14,8		Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Ss. 89	34,5 x 13,6		Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (¿Sansan?)	Musée de Toulouse	37,2 x 15,6		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SEP.54	30 x 13		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d'Anjou)	Coll. Guevel	28,7 x 12,1		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d'Anjou)	M 5111	28,3 x 11,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d'Anjou)	M 4219	28 x 12,5		Ginsburg y Morales (1998)

S14. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Tarazona de Aragón.

3.3. Cuenca del Duero



Introducción

La localidad de Cetina de Aragón (Provincia de Zaragoza) está situada en la Cuenca de Almazán, al sureste de la Cuenca del Duero (Ginsburg et al., 1994) (Fig. 68A). La primera lista faunística de este yacimiento, atribuida al Aquitaniense [MN2 de Mein (1975), Mioceno inferior], fue publicada por Villalta y Crusafont (1948). Años más tarde se llevó a cabo el primer estudio sistemático de sus micromamíferos por Daams (1976). En la campaña de 1983, realizada por un equipo del Museo Nacional de Ciencias Naturales (Fig. 68 B), se consiguió una importante colección de restos fósiles de macromamíferos, entre ellos, un ursideo atribuido por Ginsburg y Morales (1995) al hemiciónido *Zaragocyon daamsi* y cuyos restos han sido revisados en este trabajo. En Cetina hay dos niveles fosilíferos de lignitos, con cerca de un metro de calizas entre ellos. Durante la campaña comentada, sólo se excavó el nivel inferior (Van der Made, 1994).

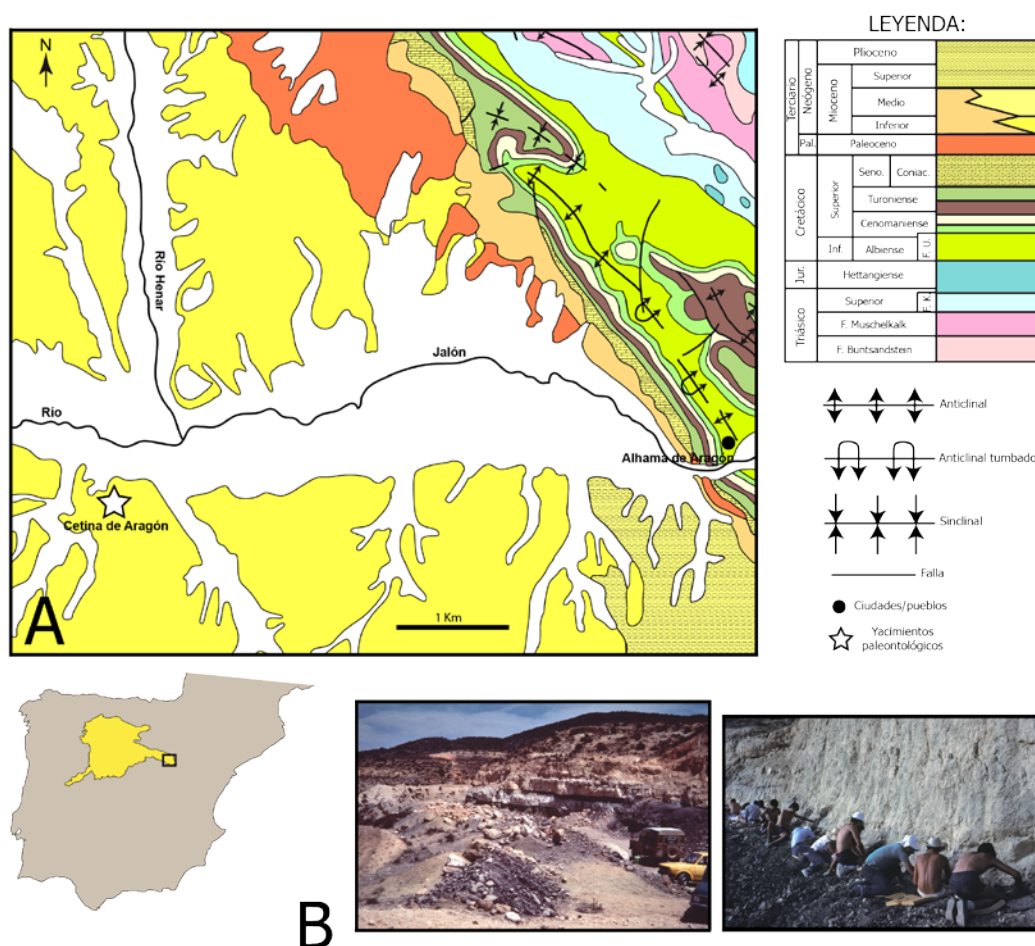


Fig. 68. **A:** mapa geológico esquemático de la Cuenca de Almazán, mostrando la situación del yacimiento de Cetina de Aragón (Zaragoza). Modificado del MAGNA 1:50.000 de Alhama de Aragón, nº 436 (Lendínez González y Martín Herrero, 1991). **B:** campaña de excavación de 1983 en el yacimiento paleontológico de Cetina de Aragón. Fotografías cedidas por el Dr. Jorge Morales.

Subfamilia Hemicyoninae Frick, 1926

Género *Zaragocyon* Ginsburg y Morales, 1995

Zaragocyon daamsi Ginsburg y Morales, 1995

Yacimiento: Cetina de Aragón, Zaragoza

Edad: MN2 (zona local Y, Ramblense inferior, Mioceno inferior)

Asignación previa: el fragmento de maxilar derecho con M1-M2, el P4, el M1 y el M2 izquierdos, la hemimandíbula derecha con c-m2 y el fragmento de hemimandíbula izquierda con m1-m2, fueron atribuidos a *Zaragocyon daamsi* por Ginsburg y Morales (1995, Pág. 812). De estos ejemplares, el fragmento de maxilar derecho con M1-M2 fue elegido como el holotipo de este taxón.

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: fragmento de maxilar derecho. Individuo adulto. Consta de M1-M2. Hemimandíbula derecha. Individuo adulto. Consta de c-m2. Fragmento de hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de m1-m2. Fragmento de hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de p1-p2. **Dentición superior aislada:** **P4** (izdo.); **M1** (izdo.); **M2** (izdo.). **Dentición inferior aislada:** **p1** (izdo.); **p2** (dcho.); **p3** (izdo.); **p4** (izdo.). Aunque Ginsburg y Morales (1995) atribuyeron a los seis especímenes comentados a un mismo sujeto (MNCN 35355), el nuevo material incluido indica, al menos, dos individuos. Medidas realizadas en la Tabla 14.

Descripción

Fragmento maxilar (M1-M2) (MNCN 35355) (Fig. 69.1): en el fragmento óseo en el que están incluidos estos dos dientes, no hay ninguna estructura reconocible.

El M1 es subcuadrado y con una mayor longitud en su lado labial. En este punto destaca un cóngulo bastante desarrollado, que rodea al paracono y al metacono. El paracono es un poco más grande y más alto que el metacono, ambas son cónicas y está al mismo nivel. Los ápices están bien conservados y de ellos descienden una crista mesial y otra distal, donde dos de ellas contactan en una hendidura central que separa a ambas cúspides. En el contacto de la crista mesial del paracono con el cóngulo labial, se forma un parastilo pequeño. Bajo el parastilo aún se conserva parte de una faceta para el P4. En el extremo mesolingual de la base del paracono se observa otra crista, que se interrumpe cerca de la rama mesial de la crista media, por una fractura que recorre las bases del paracono y metacono. A lo largo de la crista media el protocono y metacónulo son bastante bajos y gráciles, y el protocono es más grande y está mejor definido. La preprotocrista forma un arco grande hacia la región mesolabial, y se interrumpe por la fractura anteriormente comentada. La postmetaconulocrista describe un arco mucho más pequeño, que se dirige hacia el extremo distolabial del diente; en este punto

falta una porción pequeña del esmalte. En la zona lingual de la postprotocrista se observa una faceta de desgaste más grande que la que hay en el lado lingual de la postmetaconulocrista. Esta última se inclina en sentido distolingual. El extremo mesolingual está poco desarrollado y en él se observa un cóngulo importante, cuyo desarrollo aumenta hacia el extremo distal de la corona. En este punto se forma un hipocono.

El M2 tiene una forma arriñonada. En la porción distal conservada del lado labial, se observa un cóngulo importante que rodea al metacono y parte del paracono. Ambas cúspides son cónicas y están separadas por una hendidura central profunda. El paracono es más grande y más alto que el metacono. Este último está bastante desplazado en sentido lingual con respecto al paracono. El paracono tiene una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolingual. De ambas cúspides descienden una crista mesial y otra distal, donde dos de ellas contactan en la hendidura central. De la base del metacono también desciende otra crista lingual pequeña. Las zonas distal y media de la crista media están muy deterioradas. La rama mesial forma un arco grande, que asciende hacia la zona mesolabial del diente. En el extremo mesolingual se observa un cóngulo importante, cuyo engrosamiento aumenta considerablemente hacia la región distal. En esta zona, el cóngulo está peor conservado.

Hemimandíbula (c-m2) (MNCN 35355) (Fig. 69.2): la rama horizontal de este ejemplar está muy deteriorada y no hay ningún elemento reconocible.

El c tiene un esmalte liso y su parte mesolingual, así como la zona apical, están rotos. El p1 conserva la mitad distal, incluyendo la cúspide principal. La coronana es baja y en vista oclusal es alargada y elíptica, según el eje mesodistal. El extremo distal es redondeado y en él se observa un cóngulo muy desarrollado, que se prolonga a lo largo del lado lingual. Este último está aplanado, mientras que el lado labial es más abombado. Del ápice de la cúspide principal desciende una crístida distal que culmina en el cóngulo y en ella no se observa ninguna cúspide accesoria. El diastema que separa a este diente del p2 es un poco más amplio, que el que hay entre el p2 y el p3.

El p2 y p3 son mucho más grandes que el premolar anterior y sus coronas son más altas. Ambos también comparten un contorno alargado y elíptico, y la cara labial más abombada que la lingual. En ambos dientes, la corona tiene un marcado cóngulo lingual que genera una proyección importante en el extremo distolingual. En el p2 se observa un cóngulo labial menos desarrollado. En los dos premolares la cúspide principal se encuentra ligeramente desplazada en sentido mesial y de ella descienden una crístida mesial y otra distal. No hay cúspides distales accesorias. El p3 está fracturado y desplazado en sus bordes mesial y distal.

El p4 es el más grande de los tres premolares, pero comparte el contorno elíptico y alargado de la corona, el mayor abombamiento del lado labial frente al lingual, y el mayor desarrollo del cóngulo lingual frente al labial, especialmente en el extremo distolingual. La cúspide principal presenta una faceta de desgaste grande, inclinada en sentido distolingual. De ésta descienden una crístida mesial y otra distal peor conservada, que se intuye en la zona basal. En esta última destaca una cúspide distal accesoria, desgastada en su ápice y separada de la cúspide principal por una pequeña hendidura. No hay crístida distolingual.

El m1 es alargado y elíptico mesodistalmente. El extremo mesial es redondeado y más estrecho que el distal. En el lado distolabial hay un cóngulo importante. Todo el protocónido está roto y la parte mesial del diente está bastante desplazada lingualmente con respecto a la mitad distal. El ápice del paracónido apunta en sentido mesial, mientras que su ladera mesial está inclinada distalmente. En vista oclusal, esta cúspide sufre una ligera torsión hacia el lado lingual. De este ápice descienden una crístida mesial pequeña y otra distal mucho más desarrollada. Esta cúspide es mucho más grande que el metacónido. El metacónido está bastante desarrollado y su posición con respecto al protocónido es incierta. En su ladera distal se observa una pequeña crístida que se continúa por la crístida lingual del talónido. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido bajo y grácil. La posición del hipocónido es difícil de saber, ya que toda la parte distal del talónido está cubierta por el m2. La crístida mesial de esta cúspide se prolonga hasta la ladera distal del protocónido y el recorrido de su crístida distal está tapado por el m2. La muralla lingual es alta y en ella se observa una cúspide grande y muy baja.

El m2 es elíptico y alargado, según el eje el mesodistal. Falta toda la parte mesolabial de la corona, incluido el protocónido, y el metacónido está atravesado por una fractura, que produce un ligero desplazamiento de la mitad mesial en sentido labial. El extremo mesolingual de la cuenca del trigónido está muy desgastado y ningún elemento puede ser comentado en él. La zona distolabial conservada, está más tendida que la lingual y en ella se observa un cóngulo importante, pero apenas está proyectado distalmente. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido alto, robusto y situado en posición distal con respecto al protocónido. Su crístida mesial contacta con la crístida distal del protocónido, mientras que su crístida distal se une a la crístida lingual del talónido, cerrando distalmente a la cuenca. Esta cuenca es somera y está muy inclinada en sentido mesial. En el lado labial del hipocónido hay una faceta de desgaste grande. La muralla lingual es alta y sobre ella, la crístida lingual está bastante deteriorada.

Fragmento de hemimandíbula (m1-m2) (MNCN 35355) (Fig. 69. 3): el fragmento óseo en el que están insertados estos dientes está muy fragmentado y no hay ningún elemento reconocible.

El m1 es elíptico y alargado mesodistalmente. El extremo mesial y distal son redondeados y el primero es mucho más estrecho. El lado labial presenta un cóngulo cuyo desarrollo aumenta hacia la región distal, donde está muy poco proyectado distalmente. El protocónido es la cúspide más grande y más alta del diente. Su ápice tiene una faceta de desgaste, inclinada en sentido distolabial. A lo largo de la ladera labial del protocónido y paracónido, se observan dos facetas de desgaste grandes. Del ápice del protocónido descienden dos crístidas, una mesial grande que contacta en una profunda hendidura, con la gran crístida distal del paracónido, y otra distal más pequeña que desciende hacia el metacónido. El paracónido presenta una segunda crístida mesial pequeña. La ladera mesial del paracónido se inclina distalmente, mientras que el ápice apunta en sentido opuesto. En vista oclusal, el paracónido está girado hacia el lado lingual, formando un recorrido sigmoidal con

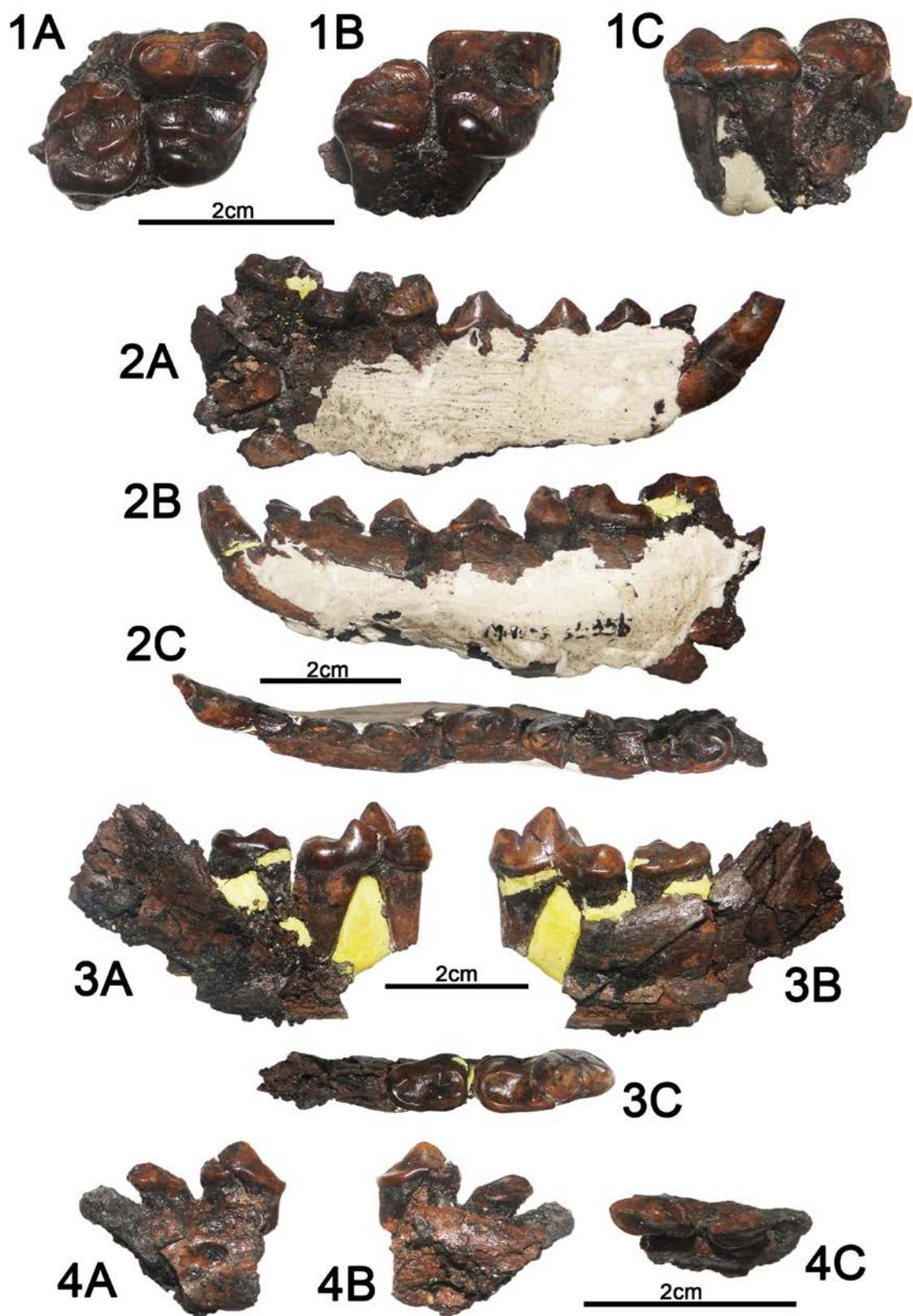


Fig. 69. Dentición de *Zaragocyon daamsi* de Cetina de Aragón (Zaragoza). 1, MNCN 35355, fragmento de maxilar derecho: 1A, vista oclusal; 1B, vista lingual; 1C, vista labial. 2, MNCN 35355, hemimandíbula derecha: 2A, vista labial; 2B, vista lingual; 2C, vista oclusal. 3, MNCN 35355, fragmento de hemimandíbula izquierda con m1-m2: 3A, vista lingual; 3B, vista labial; 3C, vista oclusal. 4, s/n, fragmento de hemimandíbula izquierda con p1-p2: 4A, vista labial; 4B, vista lingual; 4C, vista oclusal.

las otras cúspides del trigónido. El metacónido está bastante desarrollado, pero es mucho más bajo que el protocónido. El metacónido está muy individualizado del protocónido y se sitúa bastante distal, por detrás de este último. Entre ambas cúspides hay una importante fractura que se extiende por el lado labial y lingual del protocónido, produciendo un ligero desplazamiento de la mitad mesial de la corona en sentido labial. En el ápice del metacónido se conserva parte de su crístida mesolabial y una segunda crístida distal que se continúa por la crístida lingual del talónido. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=14,48^*$ mm y $L_{tal}=8,33$ mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido bajo, grácil y situado en posición mesial. En su lado mesolabial hay una faceta de desgaste importante y en su ápice se observa otra más pequeña e inclinada en sentido distolabial. Del hipocónido descienden una crístida mesial que culmina en el protocónido, y otra distal que cierra a la cuenca somera del talónido, al unirse con la crístida lingual del talónido. Esta cuenca está inclinada en sentido distal. La muralla lingual es alta y sobre ella hay una cúspide grande y muy baja.

El m2 es un diente alargado y elíptico mesodistalmente, y su anchura aumenta hacia la zona mesial. El lado labial está más tendido que el lingual y en el primero, hay un cóngulo bien definido y apenas proyectado distalmente en el extremo distal del diente. El extremo distal es redondeado y está mejor conservado que el mesial. El protocónido es más grande que el metacónido, pero este último es más alto. El protocónido es significativamente bajo. El metacónido está ligeramente desplazado en sentido distal, con respecto al protocónido. De ambas cúspides descienden dos crístidas, una mesial y otra distal. Del protocónido desciende otra crístida lingual y del metacónido una labial, que contactan en la hendidura central. Esta unión divide al diente en dos cuencas someras. La crístida que rodea a la cuenca del trigónido está desgastada en su extremo mesolingual, por lo que se desconoce la presencia y desarrollo de un paracónido. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido alto, robusto, situado en posición distal con respecto al protocónido y es más pequeño que las dos cúspides del trigónido. En la ladera labial del hipocónido hay una faceta de desgaste grande. El cierre distal de la cuenca del talónido está desgastado. Esta cuenca está muy inclinada en sentido mesial. La muralla lingual es alta y sobre ella se observa una cúspide pequeña y muy baja.

Fragmento de hemimandíbula (p1-p2) (s/n) (Fig. 69.4): en el fragmento óseo en el que están insertados los dientes, sólo se reconoce un forámen mentoniano grande entre el p1 y el p2. Ambos premolares son alargados y elípticos mesodistalmente. Su estado de conservación es bueno, salvo el extremo mesial del p2, que está fracturado y ligeramente desplazado del resto del diente. Los extremos mesial y distal son redondeados. El p1 es mucho más pequeño que el p2, su corona es más baja y su cúspide principal está más desplazada en sentido mesial. De ambas cúspides descienden una crístida mesial y otra distal. No hay cúspides distales accesorias. Las coronas presentan un cóngulo lingual bastante desarrollado, que en p2 forma una importante proyección en el extremo distolingual.

Dentición superior aislada:

P4 (MNCN 35355) (Fig. 70.1): en el fragmento óseo en el que está insertado este diente, se observan las raíces mesial y distal del P3. El P4 es alargado mesodistalmente y subtriangular. El extremo mesial es redondeado y el distal está muy deteriorado. El lado mesolabial está muy abombado, mientras que el lingual es mucho más aplanado. Toda la corona está rodeada por un cóngulo, que tiene su mayor desarrollo en el extremo mesolabial y a lo largo de la cara lingual. En la región distolingual, el cóngulo presenta una faceta de desgaste estrecha y grande. El paracono es la cúspide más grande y más alta seguida del metastilo. De su ápice descienden tres cristas, una mesial, otra mesolingual y una tercera distal, que contacta en una hendidura profunda con la crista mesial del metastilo. Del metastilo también se prolonga una crista distolabial que forma una pequeña elevación distal, en su contacto con el cóngulo. En la zona distolingual del paracono y a lo largo de toda la cara lingual del metastilo, se observan unas facetas de desgaste grandes. El protocono ocupa una posición media con respecto al paracono. Esta cúspide es muy baja, acortada mesodistalmente y está muy proyectada en sentido mesial. Tiene una pequeña cúspide mesial accesoria. Entre el protocono y el resto del diente hay una zona fracturada importante. Bajo la corona hay tres raíces, una mesial, otra distal y una tercera peor conservada bajo el protocono.

M1 (MNCN 35355) (Fig. 70.2): este ejemplar está muy mal conservado y en el fragmento óseo está acompañado de la raíz mesial del M2. Las zonas mesolabial y mesial del paracono están fracturadas y ligeramente desplazadas, mientras que en el extremo mesolingual los desplazamientos del esmalte son mayores. Toda la parte distal del diente está atravesada por una fractura y desplazada. En el lado labial destaca un cóngulo muy desarrollado que rodea al paracono y al metacono. Ambas cúspides son cónicas, están separadas por una hendidura central y se encuentran al mismo nivel. Sus ápices tienen facetas de desgaste profundas. En sus laderas se conservan las cristas mesial y distal del paracono, y la crista distal del metacono. En el contacto del cóngulo con la crista mesial del paracono y la crista distal del metacono, se forman unos pequeños parastilo y metastilo, respectivamente, con este último peor conservado. A lo largo del borde mesolingual del paracono se observa una tercera crista. La crista media está dividida en tres fragmentos y en la porción distal se observa un pequeño arco de su rama, que asciende hacia la región distolabial. En el fragmento del extremo mesolingual hay un pequeño cóngulo que gana importancia hacia la parte distal. En el extremo distolingual se conserva el gran engrosamiento de este cóngulo y en él se forma un hipocono. Bajo la corona, se conservan dos raíces labiales muy deterioradas.

M2 (MNCN 35355) (Fig. 70.3): este molar tiene una forma arriñonada. En el lado labial se observa un cóngulo bastante desarrollado que rodea al paracono y al metacono. Pese a la falta de gran parte de la región media de estas dos cúspides, aún se intuye su morfología cónica. El metacono está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono. Esto genera una fuerte inclinación en sentido distal del lado labial. La crista mesial del paracono forma un pequeño parastilo con el cóngulo labial y la crista distal del metacono está peor conservada.

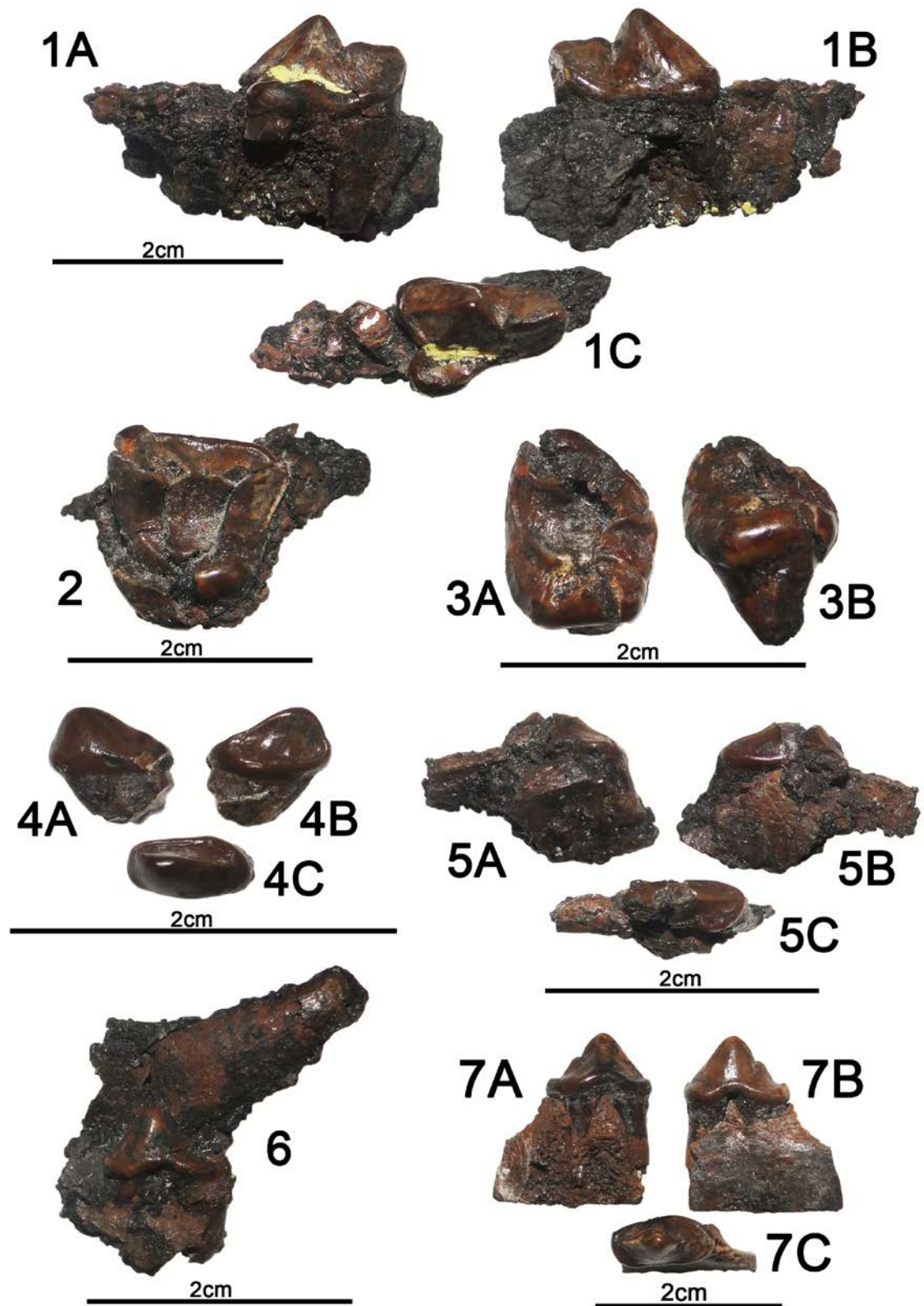


Fig. 70. Dentición de *Zaragocyon daamsi* de Cetina de Aragón (Zaragoza). 1, MNCN 35355, P4 (izdo.): 1A, vista lingual; 1B, vista labial; 1C, vista oclusal. 2, MNCN 35355, M1 (izdo.): vista oclusal. 3, MNCN 35355, M2 (izdo.): 3A, vista oclusal; 3B, vista lingual. 4, s/n, p1 (izdo.): 4A, vista labial; 4B, vista lingual; 4C, vista oclusal. 5, s/n, p2 (dcho.): 5A, vista lingual; 5B, vista labial; 5C, vista oclusal. 6, s/n, p3 (izdo.): vista labial. 7, s/n, p4 (izdo.): 7A, vista lingual; 7B, vista labial; 7C, vista oclusal.

La crista media está muy deteriorada en su parte media. Su rama mesial forma un arco grande hacia la región mesolabial, hasta unirse con el cóngulo. La rama distal se une prácticamente perpendicular, al extremo distal del diente. La mayor parte de esta rama presenta un desgaste que se extiende por el extremo distolingual del diente. El extremo mesolingual también está deteriorado y el borde opuesto está fracturado y desplazado. En el lado lingual se observa un cóngulo importante. Bajo la corona sólo se conserva una raíz lingual robusta.

Dentición inferior aislada:

p1 (s/n) (Fig. 70.4): es un diente de pequeño tamaño, y alargado y elíptico mesodistalmente. El borde mesial es redondeado. El extremo distolabial es la parte más deteriorada de este ejemplar. La cara labial está mucho más abombada que la lingual. En el lado lingual hay un cóngulo bastante desarrollado, sobre todo, en el extremo distolingual, donde se genera una pequeña protuberancia. La cúspide principal está bastante desplazada mesialmente y de su ápice descienden una crístida mesial y otra distal. No hay cúspide distal accesoria. Bajo la corona se conserva parte de una raíz.

p2 (s/n) (Fig. 70.5): este diente está fragmentado por la mitad, generando un desplazamiento importante de su extremo mesial. En éste no se reconoce ningún elemento. En el extremo distal, la cara labial es un poco más abombada que la lingual. En esta última hay un cóngulo más desarrollado que el labial, generando una protuberancia importante en el extremo distolingual. El ápice está roto y de su ladera distal desciende una crístida, que culmina en el cóngulo. No hay cúspide distal accesoria. Bajo la corona, la raíz distal está bien conservada.

p3 (s/n) (Fig. 70.6): de este ejemplar sólo queda expuesta su cara labial y está adosado a la raíz de un diente. En vista oclusal, es alargado y elíptico mesodistalmente. Su cara labial es abombada y presenta un cóngulo marcado en el extremo mesial. El ápice está un poco desplazado en sentido mesial y en él se conserva gran parte de las crístidas mesial y distal. La región distal está muy deteriorada. Bajo la corona, la raíz distal está mejor conservada que la mesial.

p4 (s/n) (Fig. 70.7): es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. La cara labial es abombada, mientras que la cara lingual es más aplanada. La corona está rodeada por un cóngulo basal, que tiene su mayor desarrollado en el lado lingual, donde se forma una importante proyección hacia la región distal. De la cúspide principal descienden una crístida mesial y otra distal mejor conservada. Esta última contacta en una pequeña hendidura, con la crístida mesial de una cúspide accesoria pequeña. La crístida distal de esta cúspide accesoria no se une al cóngulo. No hay crístida distolingual. En el contacto del cóngulo con la crístida mesial se forma un pequeño protostílido.

Especímenes	P4	M1	M2	LM1+M2
MNCN 35355 (d)		13,80 x 15,80	10,23 x	22,21
MNCN 35355 (i)	15,31 x 10,67			

Especímenes	p1	p2	p3	p4	m1	m2
MNCN 35355 (d)	x 3,22	8,36 x 3,73	9,13* x 4,15*	11,40 x 5,42	x 8,20	11,72 x
MNCN 35355 (i)					19,80 x 8,48	12,11 x 8,34
Frag. hemimandíbula (i)	5,95 x 3,12	8,50* x 3,90*				
Diente aislado (i)	6,43 x 3,14					
Diente aislado (d)		x 3,90*				
Diente aislado (i)			10* x			
Diente aislado (i)				11,17 x 5,40		

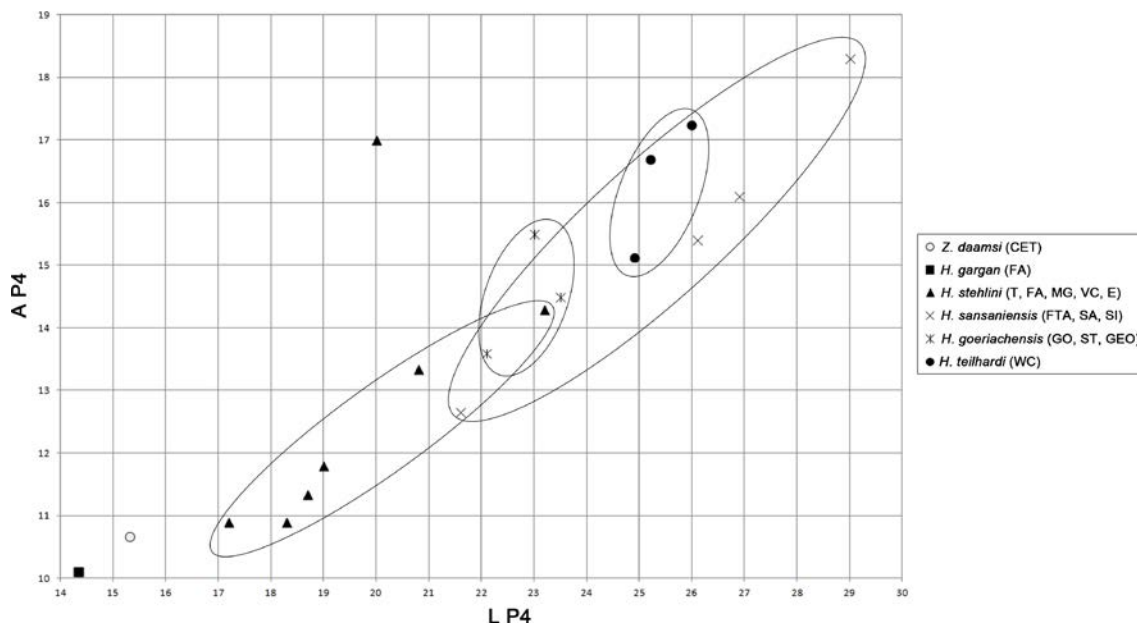
Tabla 14. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior e inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Cetina de Aragón. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

Discusión

Los ejemplares de Cetina de Aragón se han considerado de hemiciónidos por: la posición media del protocono de P4; la marcada longitud y estrechamiento de las superficies oclusales del M1 y M2; y el metacónido de m1 reducido y situado en posición distal, con respecto al protocónido. La ausencia de parastilo y el fuerte abombamiento mesolabial de P4, la gracilidad del protocono y metacónulo de M1, el escaso desarrollo del extremo mesolingual de M1, la presencia de una cúspide distal accesoria en p4, la ausencia de una crístida distolingual en p4 y la fuerte inclinación en sentido mesial de la cuenca del talónido de m2 recuerdan a *Phoberocyon*, sin embargo, difiere en: el P4 tiene un protocono más bajo, acortado, muy proyectado y con un sentido de proyección mesial; el protocono y metacónulo del M1 son mucho más bajos; los premolares inferiores carecen de cúspide distal accesoria; la cúspide distal accesoria de p4 es más reducida; la cuenca del talónido de m1 está inclinada en sentido distal; el hipocónido de m1 es más bajo y se sitúa en posición mesial; la muralla lingual del talónido de m1 es más alta; la cúspide lingual del talónido de m1 es más baja; el protocónido de m2 es mucho más bajo; y el hipocónido de m2 se sitúa en posición distal.

Por otro lado, la dentición superior estudiada comparte con *Hemicyon* la ausencia de parastilo en P4, un fuerte abombamiento mesolabial del P4, y un protocono muy bajo y grácil en el M1. Dentro de este género, la talla del P4 de Cetina es más cercana a la del holotipo de *H. gargan* de Noyant-sous-le-Lude (MN3) (Ginsburg y Morales, 1998, Fig. 29) que a la de *H. stehlini* (MN4-5) y la talla del M1 se encuentra dentro de los rangos de variación de estas dos especies (Fig. 71). La morfología del P4 recuerda a ambas especies por el acortamiento mesodistal del protocono y su proyección en sentido mesial. El P4 de Cetina difiere de *H. stehlini* por tener un protocono más bajo y con una proyección más fuerte similar a *H. gargan*. Pero en este último hay un parastilo pequeño. El M1 estudiado comparte con *H. stehlini* y *H. gargan* el contorno subcuadrado y el extremo mesolingual poco desarrollado. No obstante, se diferencia de estos taxones, y en general de *Hemicyon*, por tener un metacónulo de M1 mucho más bajo y grácil.

La dentición inferior de Cetina comparte con *Hemicyon*: la ausencia de cúspide distal accesoria en los premolares inferiores; el contorno elíptico del p4; la ausencia de una crístida distolingual en p4; el metacónido de m1 ocupa una posición distal; el hipocónido de m1 es bajo, grácil y está situado en posición mesial; el hipocónido de m2 está situado en posición distal; las murallas linguales del talónido de m1 y m2 son altas; y las cúspides linguales del talónido de m1 y m2 son bajas. La cúspide distal accesoria reducida o vestigial del p4 en *Hemicyon*, se ha visto en el holotipo de *H. stehlini* de Pontlevoy (MN5) (Hürzeler, 1944, Figs. 10-12), aunque este carácter no se mantiene en otros ejemplares de la especie. Pese a las semejanzas comentadas con *Hemicyon*, los dientes estudiados difieren por tener un m2 con el protocónido significativamente más bajo, el hipocónido más robusto y la cuenca del talónido mucho más inclinada en sentido mesial. La talla de los p4 de Cetina es mucho más pequeña que la de *H. stehlini* y el tamaño de los molares se acerca más a *H. gargan* (Fig. 72). Desgraciadamente, no se ha tenido acceso a la dentición inferior de este último taxón para poder realizar comparaciones (Ginsburg y Morales, 1998, Pág. 93). No obstante, las diferencias observadas con *Hemicyon* y *Phoberocyon*, permiten mantener la atribución a *Zaragocyon daamsi* en los especímenes de Cetina de Aragón.



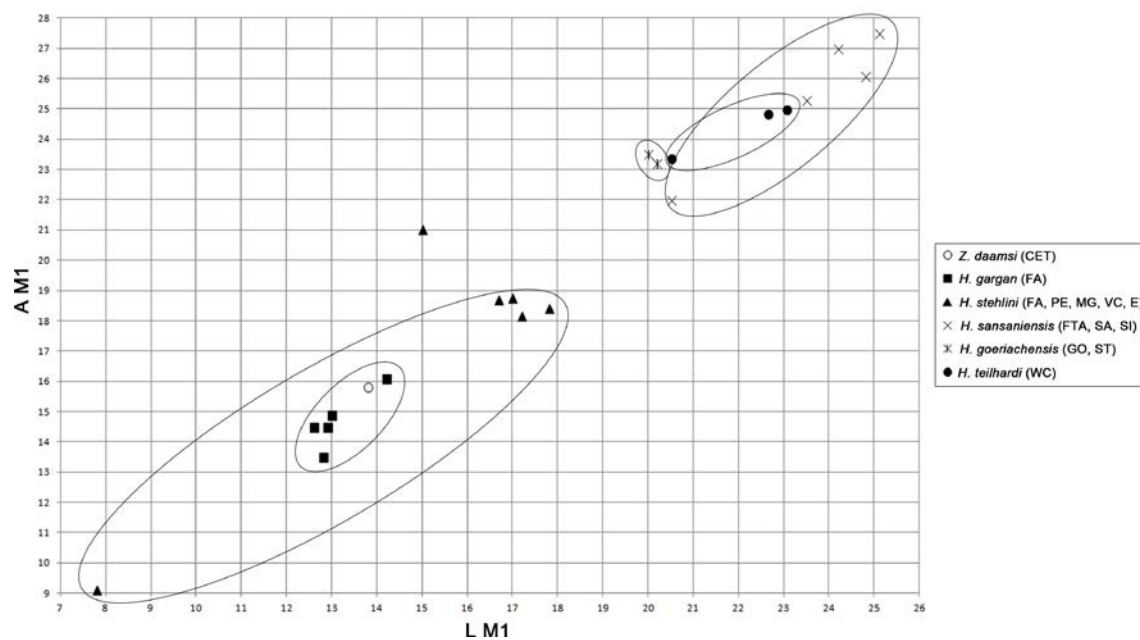
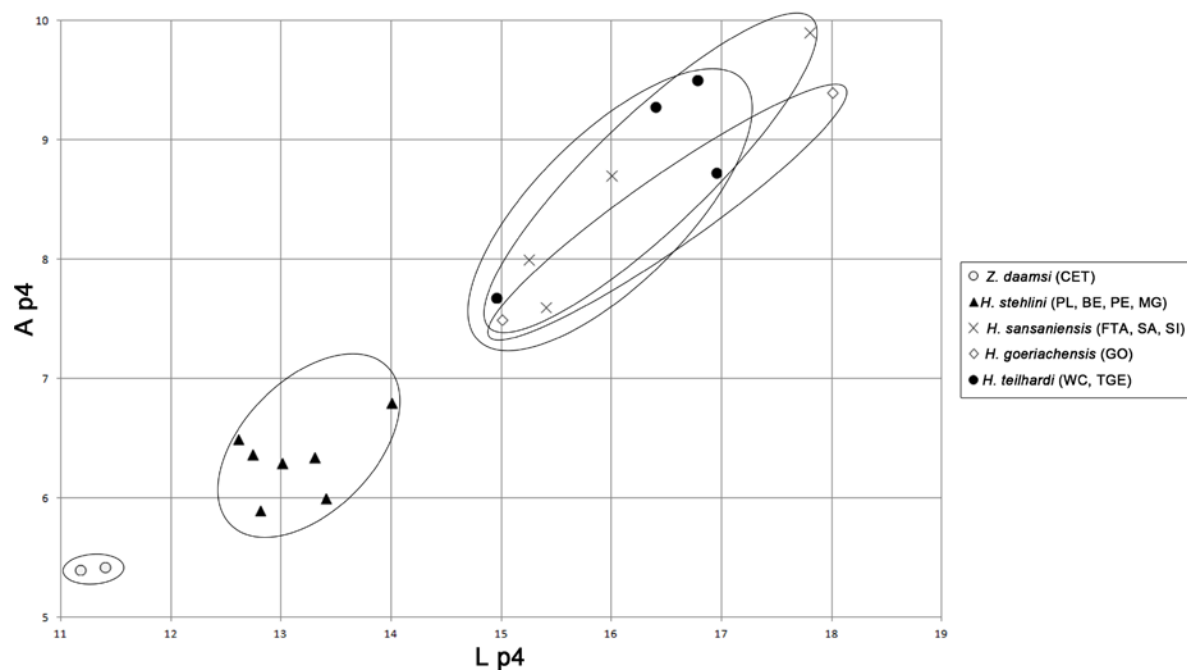


Fig. 71. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de Cetina de Aragón. Abreviaturas: **CET**, Cetina de Aragón; **E**, Engelswies; **FA**, Faluns d'Anjou; **FTA**, Faluns de Touraine y d'Anjou; **GEO**, Georgensmund; **GO**, Göriach; **MG**, Montréal du Gers; **PE**, Pellecahus; **SA**, Sansan; **SI**, Simorre; **ST**, Steinheim; **T**, Tavers; **VC**, Vieux-Collonges; **WC**, Wolf Camp. Medidas empleadas en la Tabla S15 (ver material suplementario).



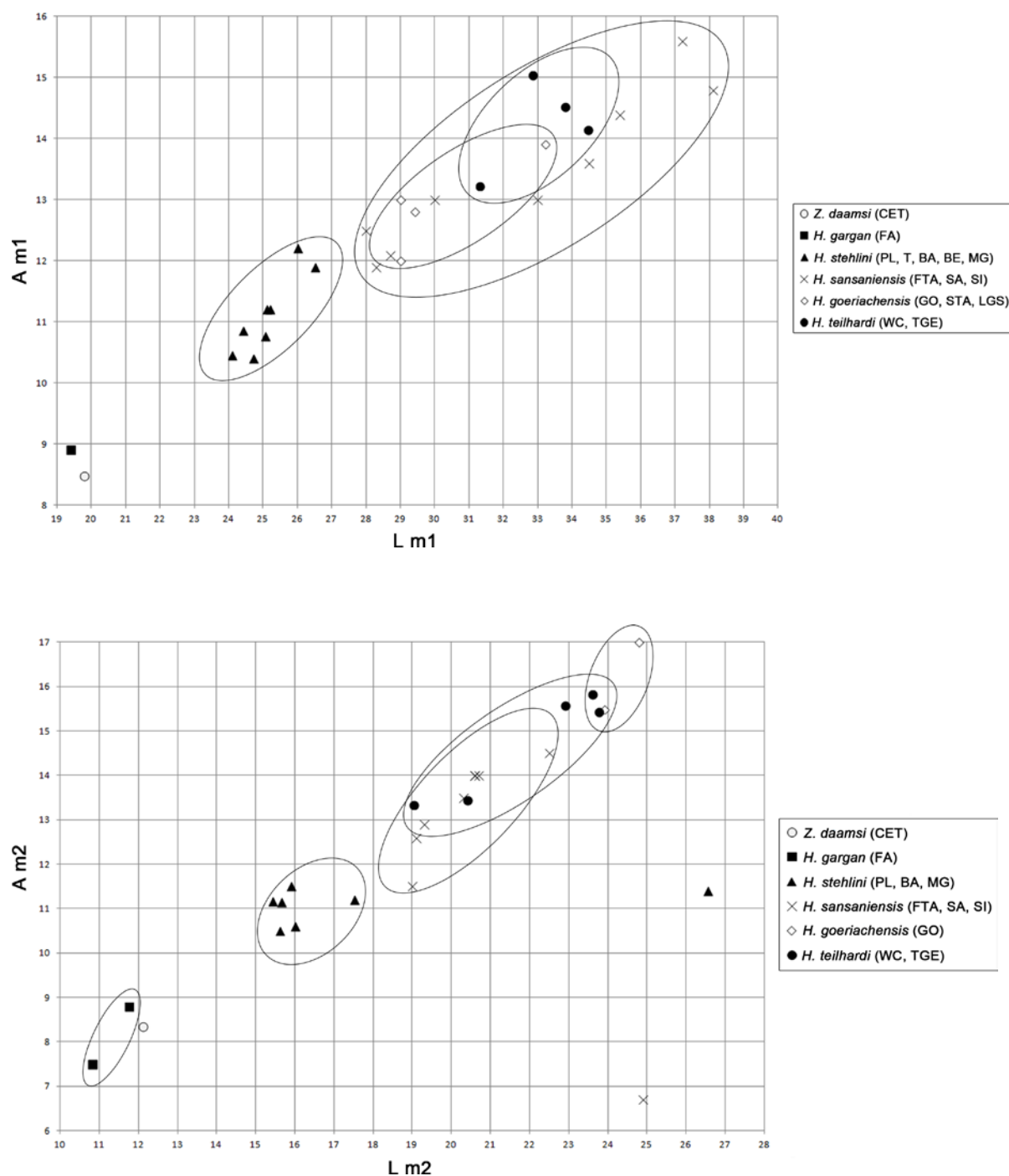
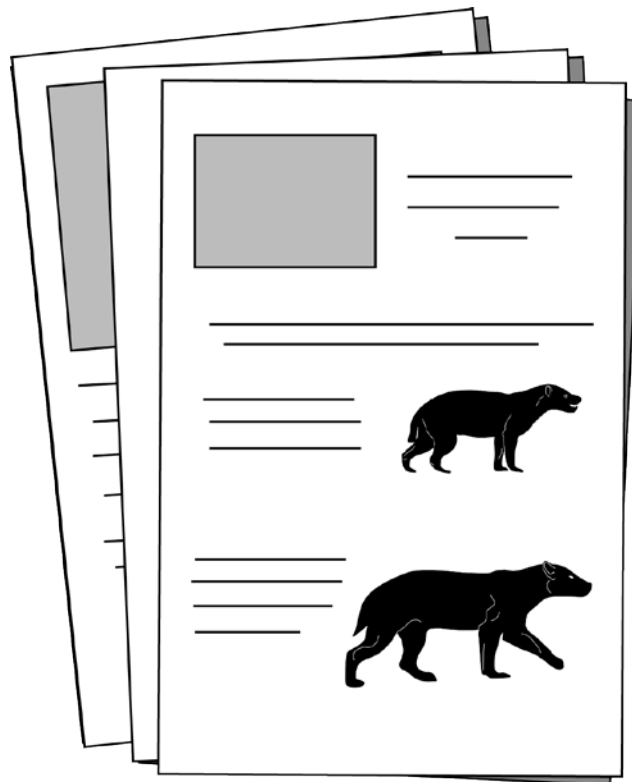


Fig. 72. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Cetina de Aragón. Abreviaturas: **BA**, Baigneaux; **BE**, Bézian; **CET**, Cetina de Aragón; **FA**, Faluns d'Anjou; **FTA**, Faluns de Touraine y d'Anjou; **GO**, Göriach; **LGS**, La Grive-Saint-Alban; **MG**, Montréal du Gers; **PE**, Pellecahus; **PL**, Pontlevoy; **SA**, Sansan; **SI**, Simorre; **STA**, Stätzling; **T**, Tavers; **TGE**, Tung Gur escarpe; **WC**, Wolf Camp. Medidas empleadas en la Tabla S16 (ver material suplementario).

Material Suplementario



Taxon (Localidad)	Especímenes	P4	M1	Notas	Referencias
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 6412	14,35 x 10,1	12,6 x 14,5	Holotipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 4920		12,8 x 13,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 4401		12,9 x 14,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 3222		13 x 14,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 3861		14,2 x 16,1		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 3339c		14,2 x 16,1		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 4220				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Tavers)	s/n	23,2 x 14,3			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 3553	18,7 x 11,35			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	M 3391g	18,3 x 10,9			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	M 4970	17,2 x 10,9			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	MD 13		17,8 x 18,4		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pellecahus)	LRM 786		7,8 x 9,1		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n	20,8 x 13,35			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n		17 x 18,75		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n		17,2 x 18,15		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Vieux-Collonges)	Mus. Lyon MC 335	19 x 11,8			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Vieux-Collonges)	Musée de Chalton		16,7 x 18,7		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Engelswies)	Nr. 15154a,b	20 x 17	15 x 21		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 39	21,6 x 12,65		Holotipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Fs 436		23,5 x 25,3		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4819		20,5 x 22		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 242	26,9 x 16,1			Peigne (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (¿Sansan?)	Musée de Toulouse	29 x 18,3	24,8 x 26,1		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Musée de Toulouse		25,1 x 27,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 328	26,1 x 15,4			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 329		24,2 x 27		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon goeriachensis</i> (Goriach)	s/n	23 x 15,5	20,2 x 23,2		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon goeriachensis</i> (Steinheim)	s/n	23,5 x 14,5	20 x 23,5		Heizmann (1973)
<i>Hemicyon goeriachensis</i> (Georgensmund)	T.D. 663	22,1 x 13,6			Helbing (1928)
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26594 (i)	25,2 x 16,69	23,06 x 24,98		Holotipo
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26594 (d)	25,99 x 17,24	22,64 x 24,86		Holotipo
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26595	24,91 x 15,13	20,51 x 23,37		

S15. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Cetina de Aragón. Abreviaturas: d, lado derecho; i, lado izquierdo.

Taxon (Localidad)	Especímenes	p4	m1	m2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 429		19,4 x 8,9		Holotipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 4406			11,75 x 8,8		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	MD 43			10,8 x 7,5		Ginsburg (1980)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pont-Levoy)	No. 969	12,73 x 6,37	25,05 x 10,77	15,41 x 11,17		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pont-Levoy)	Muséum Paris FP 2640	13,3 x 6,35	25,1 x 11,2	15,9 x 11,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pont-Levoy)	Muséum Paris FP 2282			15,6 x 10,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Tavers)	s/n		26,5 x 11,9			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Baigineaux)	Bale S.O. 6728		26 x 12,2	17,5 x 11,2		Kuss (1965)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bezian)	Be 8101	13 x 6,3	25,2 x 11,2			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bezian)	Be 8202		24,4 x 10,85			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pellecahus)	Mus. Lyon	14 x 6,8				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n	13,4 x 6	24,7 x 10,4	16 x 10,6		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n	12,8 x 5,9	24,1 x 10,45	15,65 x 11,15		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n	12,6 x 6,5				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n			26,55 x 11,4		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4408	15,25 x 8			Holotipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Coll. Guevel		28,7 x 12,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 5111		28,3 x 11,9			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4219		28 x 12,5			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 42			20,6 x 14		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Fs 439			19,3 x 12,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 3974a			19 x 11,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 3974b			22,5 x 14,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4807			19,1 x 12,6		Ginsburg y Morales (1998)

Taxón (Localidad)	Especímenes	p4	m1	m2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 226	16 x 8,7	33 x 13		Holotipo	Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 229		35,4 x 14,4			Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 13972		38,1 x 14,8			Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Ss. 89		34,5 x 13,6			Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 231			20,6 x 14		Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Ss 151			20,3 x 13,5		Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (¿Sansan?)	Musée de Toulouse	17,8 x 9,9	37,2 x 15,6	24,9 x 6,7		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SEP.54	15,4 x 7,6	30 x 13	20,7 x 14		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon goeriachensis</i> (Goriach)	s/n	15 x 7,5	29 x 12		Tipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon goeriachensis</i> (Goriach)	Nr. 1427	18 x 9,4	33,2 x 13,9	23,9 x 15,5		Thenius (1949)
<i>Hemicyon goeriachensis</i> (Goriach)	s/n			24,8 x 17		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon goeriachensis</i> (Statzling)	s/n		29 x 13			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon goeriachensis</i> (La Grive-Saint-Alban)	Museum Lyon-1140		29,4 x 12,8			Viret (1951)
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26594 (d)	16,78 x 9,5	32,84 x 15,03	23,61 x 15,82	Holotipo	
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26594 (i)	16,4 x 9,28	33,79 x 14,52	23,78 x 15,43	Holotipo	
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Tung Gur escarpe)	AMNH FM 26213	16,95 x 8,73	34,46 x 14,14	22,92 x 15,58		
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26596	14,95 x 7,68	31,31 x 13,22	19,03 x 13,34		
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26595			20,41 x 13,45		

S16. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Cetina de Aragón. Abreviaturas: d, lado derecho; i, lado izquierdo.

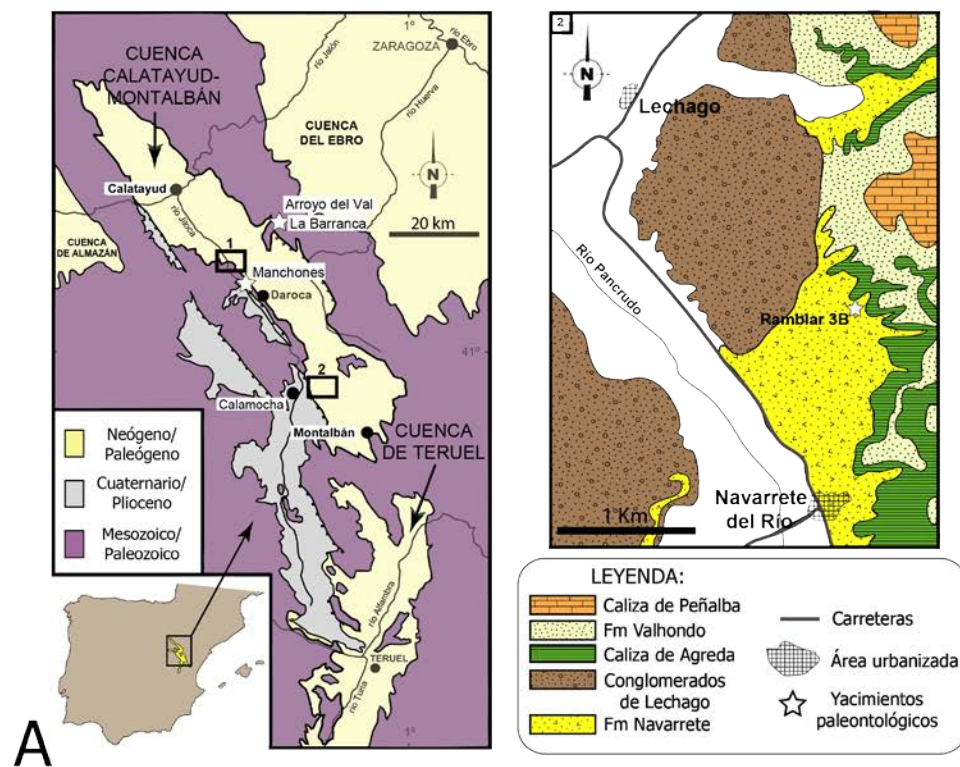
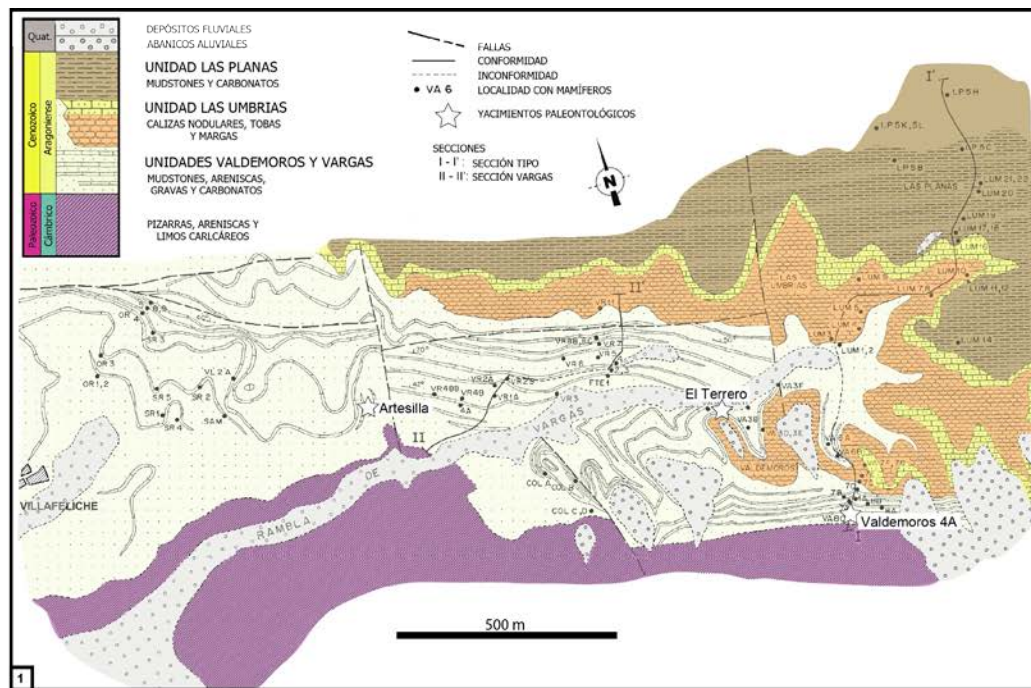
3.4. Cuenca de Calatayud-Teruel



Introducción

La Cuenca néogena de Calatayud-Montalbán es un sistema de tres depresiones, que forman la Cuenca de Calatayud-Teruel y está localizada en la zona centro septentrional de la Cordillera Ibérica (Azanza et al., 1993; Anadón et al., 2004) (Fig. 73 A). Está rellena por una potente sucesión de depósitos continentales terciarios, con sedimentos aluviales (conglomerados, areniscas, limos y arcillas) en las zonas de margen y sedimentos lacustres (evaporitas y carbonatos) en las zonas centrales, delimitados al NO-SE por relieves paleozoicos (Daams et al., 1999a; Anadón et al., 2004; Van der Meulen et al., 2012) (Fig. 73 A). La sedimentación continental estuvo controlada por una tectónica compleja, con un primer episodio de compresión asociado con la formación de los orógenos ibéricos, seguida de una fase distensiva, debido al proceso de *rifting* en el margen occidental del Mediterráneo, responsable de la actual configuración de las cuencas (Cortés y Casas, 2000). Así, aunque algunas zonas de la Cuenca de Calatayud-Montalbán tienen una estructura típica de graben (ej; zona de Calatayud), el margen SO de la cuenca está limitada por fallas “strike-slip”, como la falla de Jiloca, acompañadas de cabalgamientos de bajo ángulo del basamento sobre los depósitos aluviales del Mioceno inferior y medio (Colomer y Santanach, 1988; Daams et al., 1999a; Anadón et al., 2004).

La riqueza de mamíferos fósiles en los depósitos del Cenozoico de la Cuenca de Calatayud-Teruel es bien conocida (López Martínez, 1984; Morales y Soria, 1984; Sesé, 1987; Cuenca Bescós, 1988; Daams, 1989; Azanza et al., 1993; Alcalá et al., 2000; Mazo et al., 2002; Álvarez Sierra et al., 2003; Peigné et al., 2006; Oliver et al., 2008; Van der Meulen et al., 2012; Oliver y Peláez-Campomanes, 2013), permitiendo describir tres estadios de la cronoestratigrafía continental europea: Ramblense (Daams et al., 1987), Aragoniense (Daams et al., 1977) y Turolense (Crusafont, 1965). En este trabajo se ha revisado el material del yacimiento de Ramblar 3B (MN2; zona de Calamocha) (Fig. 73 A.2), atribuido al hemiciónido *Phoberocyon hispanicus* por Ginsburg y Morales (1998), de *Hemicyon stehlini* Hürzeler, 1944 de Artesilla (MN4; próximo a Villafeliche) (Azanza et al., 1993) (Figs. 73 A.1 y 73 B.c), de *Plithocyon armagnacensis* de Arroyo del Val (MN6; próximo a Villafeliche) (Peigné et al., 2006) (Figs. 73 A y 73 B.b) y de *Hemicyon* sp. aff. *H. sansaniensis* de La Barranca (MN6; próximo a Villafeliche) (Peigné et al., 2006) (Figs. 73 A y 73 B.d). Además del estudio de varios restos craneales de carnívoros de los yacimientos miocénicos de El Terrero (MN5) (Figs. 73 A.1 y 73 B.e), Valdemoros 4A (MN5) (Figs. 73 A.1 y 74 B) y Manchones (MN6) (Figs. 73 A y 73 B.a), próximos a las localidades de Villafeliche y Daroca.



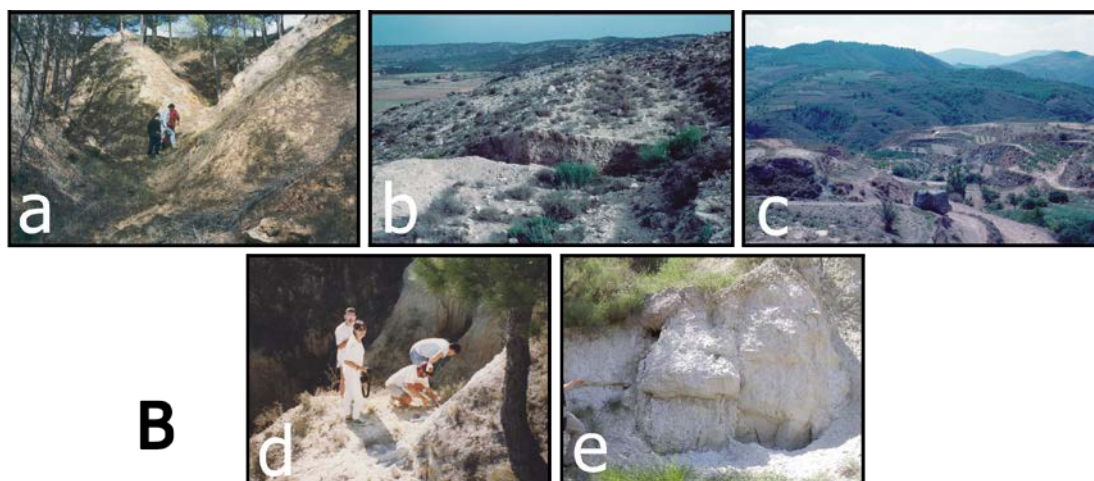


Fig. 73. **A:** mapa geológico de la Cuenca de Calatayud-Teruel mostrando la situación de los yacimientos paleontológicos de Manchones, Arroyo del Val y La Barranca (modificado de Van der Meulen et al., 2012), **(1)** Área tipo del Aragoniense con los yacimientos de Artesilla, Valemors 4A y El Terrero (modificado de Van der Meulen et al., 2012) y **(2)** Ramblar 3B y las unidades del Mioceno inferior en la zona de Calamocha (modificado de Daams et al., 1987). **B:** yacimiento de (a) Manchones, (b) Arroyo del Val, (c) Artesilla, (d) La Barranca y (e) El Terrero. Fotografías cedidas por la Dra. Adriana Oliver, la Dra. Beatriz Azanza y el Dr. Jorge Morales.

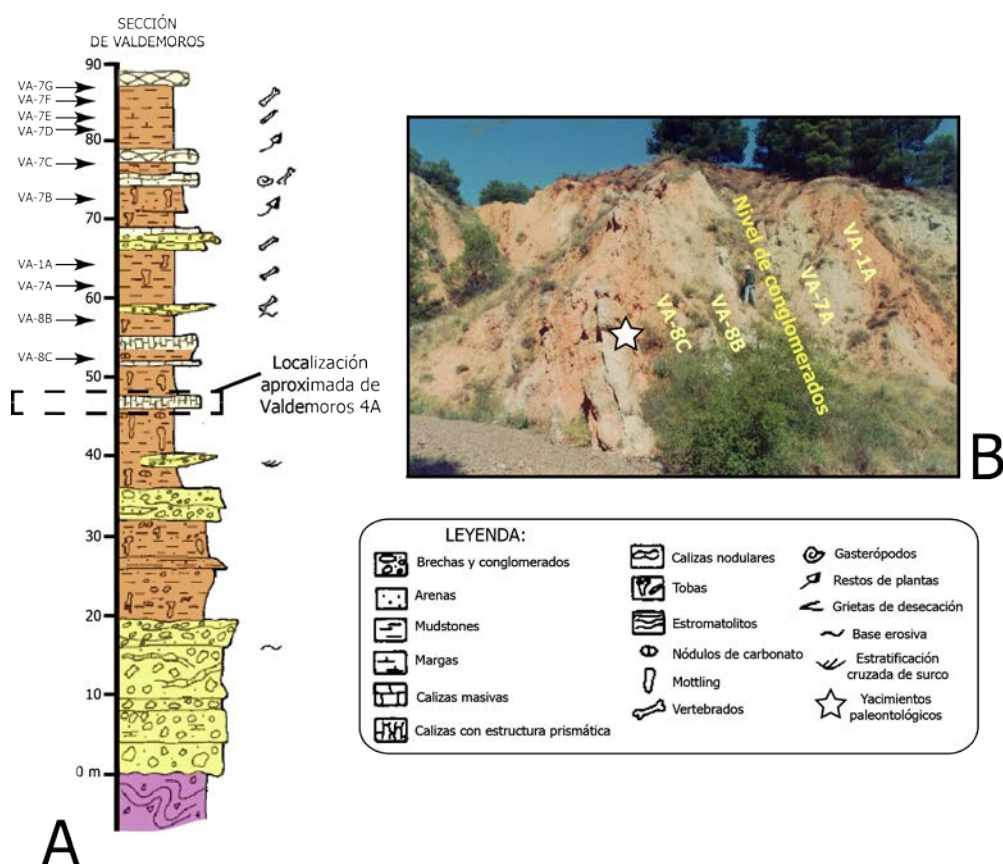


Fig. 74. **A:** sección parcial de los depósitos del Aragoniense en el área de Valdemoros [modificado de Daams et al. (1999a)]. **B:** yacimiento de Valdemoros 4A en la sección tipo del Aragoniense (área de Valdemoros). Fotografía cedida por el Dr. Jorge Morales.

En el caso de Valdemoros 4A, es el primer yacimiento con restos de macrovertebrados de la sección de Valdemoros, en el área tipo del Aragoniense (Fig. 74 A). Los fósiles fueron encontrados en un paquete de carbonatos próximos a la localidad de mamíferos VA-8C (Daams et al., 1999a, Fig. 4), este último correspondiente a la biozona local Dd (Aragoniense medio, Mioceno medio, MN5) (Daams et al., 1999a, Fig. 6; Van der Meulen et al., 2012, Fig. 5).

Subfamilia Phoberocyoninae Ginsburg y Morales, 1995

Género *Phoberocyon* Ginsburg, 1955

Phoberocyon hispanicus Ginsburg y Morales, 1998

Yacimiento: Ramblar 3B, Teruel

Edad: MN2 (zona local Z, Rambliense inferior, Mioceno inferior)

Asignación previa: los tres ejemplares incluidos en este trabajo [MNCN 33129 (RA 3B3), MNCN 33163 (RA 3B2), MNCN 73195 (RA 3B1)], fueron atribuidos a *Phoberocyon hispanicus* por Ginsburg y Morales (1998, Pág.83).

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: MNCN 33129 (RA 3B3): fragmento de maxilar derecho. Consta de C-P1 y fragmento de P2. MNCN 33163 (RA 3B2): fragmento de maxilar derecho. Consta de P4-M2. MNCN 73195 (RA 3B1): hemimandíbula izquierda. Consta de c, p2, p4-m2. Todo ello pertenece a un mismo individuo adulto. Medidas realizadas en la Tabla 15.

Descripción

Fragmento de maxilar (MNCN 33129) (Fig. 75.1): en el extremo más rostral del fragmento óseo se observan tres alveolos, uno grande y próximo al canino para el I3, y otros dos rostrales más pequeños para el I2 e I1.

El C es un diente esbelto y de sección elíptica. La corona está curvada en sentido distal y su esmalte es liso. El ápice está deteriorado, así como la zona apical del lado lingual y a lo largo de la cara labial. En esta última, falta parte de la zona basal de la corona. De su ápice

descienden una carena distal y otra mesolingual que se curva en sentido distal, cerca de la base de la corona.

El P1 es alargado y elíptico mesodistalmente. El lado labial es bastante abombado, mientras que el lado lingual es más aplanado y tiene un cóngulo muy desarrollado. Este forma una protuberancia importante en la zona distal. La corona es baja y la cúspide principal se sitúa en posición mesial. De su ápice descienden tres crestas, una mesolingual, otra distal peor conservada y una tercera mesolabial más pequeña. Este premolar está separado del P2 por un diastema pequeño.

Del P2 sólo se conserva su extremo mesial. En éste se observa un mayor abombamiento de su lado labial frente al lingual, el cual, tiene un cóngulo muy desarrollado. De su ladera mesolingual desciende una cresta.

Fragmento de maxilar (MNCN 33163) (Fig. 75.2): la zona labial de este maxilar está muy fragmentada y deformada, pero se conserva parte del extremo rostral del arco cigomático, cuyo origen se encuentra en el M2.

El P4 es un diente alargado mesodistalmente y subtriangular. La cara labial está más abombada que la lingual. En la zona distolabial se observa un cóngulo bien definido. Gran parte del esmalte del lado labial está fracturado y bastante desplazado. El lado lingual es más aplanado y su cóngulo está peor conservado. El paracono tiene una faceta de desgaste que afecta a su ápice y a toda su ladera distal. Por su lado mesial desciende una cresta. El paracono está separado de la región distal por una hendidura profunda. Pasada esta hendidura, la ladera mesial de la región distal también está muy desgastada. Tanto en el lado distolingual del paracono como en el lado lingual de la región distal, hay una faceta de desgaste más tenue. El protocono tiene su ápice y la zona mesial deteriorados. Esta cúspide es alargada, ocupa una posición media con respecto al paracono, está muy poco proyectado lingualmente y su sentido de proyección es distal.

El M1 es subcuadrado. En el lado labial destaca un cóngulo bastante desarrollado, que rodea al paracono y al metacono. Ambas cúspides son cónicas, están al mismo nivel, y el paracono es un poco más grande y más alto que el metacono. El ápice del paracono está roto y de él descienden, una cresta distal y otra mesial que se une con el cóngulo labial. El ápice del metacono también está deteriorado y su ladera distal falta. Por su lado mesial desciende una cresta. La cresta media está muy deteriorada y sólo se conserva parte de su rama distal, la cual, se une al extremo distal del diente en su ascenso hacia dicho punto. El lado distolingual se inclina en sentido mesial.

El M2 es subrectangular y con un contorno arriñonado. El cóngulo labial está bastante desarrollado, y rodea al paracono y metacono. Ambas cúspides son cónicas, están separadas por una hendidura marcada, y el paracono es mucho más grande y más alto que el metacono. Este último está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono, lo que genera una fuerte inclinación del lado labial en sentido distal. El ápice del paracono está un poco deteriorado y en su ladera distolingual se observa una faceta de desgaste grande y tenue.

De sus ápices descienden una crista mesial y otra distal, con dos de ellas enfrentadas en la hendidura central y en la crista mesial del paracono se une con el cóngulo labial. La mayor parte del lado distal del metacono está ausente. La rama mesial de la crista media describe un arco grande en su ascenso hacia el extremo mesial del diente. El resto de la crista media está deteriorada e interrumpida en su parte media y distal por el desgaste del esmalte.

Hemimandíbula (MNCN 73195) (Fig. 75.3): en esta hemimandíbula falta toda la rama ascendente y parte de la región caudal. La rama horizontal es baja, el perfil lateral es curvado, su altura aumenta progresivamente hacia el m2 y el extremo ventral es convexo. El mentón es muy suave y poco marcado y en vista medial, la sínfisis mandibular tiene una superficie muy rugosa y se prolonga rostrocaudalmente, al menos, hasta el p2. El resto del lado medial de la rama horizontal presenta una deformación importante. En vista lateral se observan tres forámenes mentonianos. Uno pequeño bajo el alveolo del p1, otro más grande bajo el p2, y un tercero pequeño bajo el p4. En la zona laterocaudal destaca una fosa premasetéica, cuyo desarrollo aumenta hacia la región caudal y está muy deformada. En vista oclusal, la serie dental describe un recorrido sigmoidal.

El c es un diente esbelto, de sección elíptica y recurvado en sentido distolingual. Este sentido de inclinación también lo presenta la pequeña faceta de desgaste de su ápice. La corona está fraturada por los lados labial y lingual, y se produce un ligero desplazamiento de las mitades mesial y distal. A lo largo de la ladera distal destaca una faceta grande y elíptica, generada por el contacto con el canino superior. El esmalte es liso y presenta dos carenas, una distolingual y otra mesolingual que se curva distalmente cerca de la base de la corona. Próximo a este diente se conserva parte del alveolo de uno de los incisivos.

El p2 está flanqueado por un alveolo para el p1 y dos alveolos para el p3. Entre los tres premolares hay diastemas muy estrechos. El p2 es mucho más pequeño que el p4. Ambos son alargados y elípticos mesodistalmente. El lado labial es muy abombado, mientras que el lingual está mucho más aplanado. En p2 se observa un cóngulo bien definido en la parte meso- y distolingual y en ambos premolares se genera una protuberancia importante hacia el extremo distal. En p2 la cúspide principal ocupa una posición más mesial y su ápice está más deteriorado que en p4. De sus ápices descienden una crístida mesial y otra distal. En el p2 la crístida mesial está mejor conservada que la distal, mientras que en p4 la mesial es la más deteriorada. El p4 carece de crístida distolingual. Ambos tienen una cúspide distal accesoria bastante desarrollada e individualizada de la cúspide principal, pero en p2 está más deteriorada.

El m1 es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. La zona mesial es estrecha y redondeada, mientras que la distal es más amplia y su extremo está ligeramente inclinado en sentido distal. El protocónido es la cúspide más grande del trigónido, seguido del paracónido y del metacónido. El ápice del protocónido tiene una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolabial, que se prolonga por su ladera distal hasta una pequeña hendidura que le separa del metacónido. En su ladera mesial destaca una crístida bien conservada cerca del ápice y el resto está desgastado, hasta la hendidura profunda que separa al protocónido del paracónido.



Fig. 75. Dentición de *Phoberocyon hispanicus* de Ramblar 3B (Teruel). 1, MNCN 33129, fragmento de maxilar derecho: 1A, vista labial; 1B, vista lingual; 1C, vista oclusal. 2, MNCN 33163, fragmento de maxilar derecho: 2A, vista oclusal; 2B, vista lingual; 2C, vista labial. 3, MNCN 73195, hemimandíbula izquierda: 3A, vista labial; 3B, vista lingual; 3C, vista oclusal.

El paracónido tiene una faceta de desgaste grande, que se prolonga por su lado distal y está inclinada distolabialmente. Su extremo mesial se inclina distalmente. En vista oclusal, el paracónido está ligeramente girado en sentido lingual, formando un recorrido sigmoidal con las otras dos cúspides del trigónido. En el lado labial del protocónido y paracónido se observan unas facetas de desgaste más tenues, siendo la del primero mucho más grande. El metacónido está bastante desarrollado, muy individualizado del protocónido y situado en posición distal, con respecto a este último. Su ladera labial tiene una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido distolabial. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=21,81$ mm y $L_{tal}=10,56$ mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido, con una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolabial. Su crístida mesial culmina en la ladera distal del protocónido, mientras que la distal cierra a la cuenca del talónido, al unirse con la crístida lingual. La cuenca está inclinada en sentido mesial. El lado labial entre el protocónido y el hipocónido, muestra una constricción importante. En un punto previo a esta constricción, en la ladera distolabial del protocónido, hay una faceta de desgaste grande. La muralla lingual es baja y sobre ella, se observa una cúspide distal deteriorada.

El m2 tiene un contorno elíptico y alargado mesodistalmente. El extremo distal es más estrecho que el mesial. El extremo distal está muy poco inclinado distalmente y en él se observa una pequeña faceta elíptica, para el trigónido del m3. De este último sólo se conserva la parte mesial de su alveolo. El lado labial está mucho más tendido que el lingual. Aunque el protocónido tiene una faceta de desgaste grande e inclinada distolabialmente, es más alto y más grande que el metacónido. El metacónido tiene en su ápice una faceta más pequeña e inclinada en sentido distolingual, y está bastante desplazado distalmente, con respecto al protocónido. La crístida lingual del protocónido y la labial del metacónido contactan en una hendidura central pequeña, dividiendo al diente en dos cuencas someras. En el extremo mesolingual de la crístida que rodea a la cuenca del trigónido, destaca un paracónido muy desarrollado, que está separado del metacónido por una hendidura pequeña. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido robusto, con una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido mesolabial. En el lado mesolabial de esta cúspide se observa otra faceta más tenue. A pesar del desgaste de la crístida lingual, se intuye el cierre distal de la cuenca por la unión de esta crístida con la distal del hipocónido. La cuenca del talónido está inclinada en sentido mesial. La muralla lingual del talónido es baja.

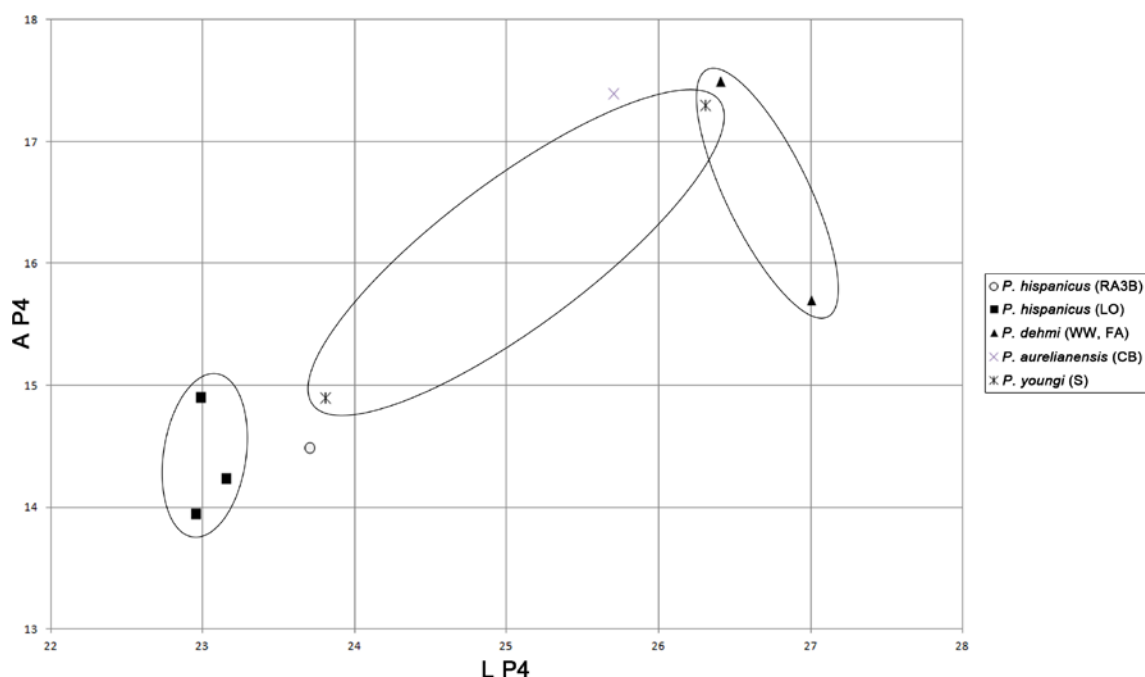
Especímenes	C	P1	P4	M1	M2	LP4+M1	LP4-M2	LM1+M2
MNCN 33129 (d)	14,70 x 10,77	8,39 x 5,07						
MNCN 33163 (d)			23,70 x 14,49*	20,49* x 21,45*	14,33 x 19,78	41,86*	55,03*	35,49*

Especímenes	c	p2	p4	m1	m2
MNCN 73195 (i)	14,44 x 11,08	10,93 x 5,87	15,46 x 8,46	29,70 x 12,69	17,27 x 12,14
	(h = > 25,26)				

Tabla 15. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior e inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Ramblar 3B. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **h**, altura; **i**, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

Discusión

El individuo de Ramblar 3B pertenece a un hemiciónido por: la presencia de una fosa premasetérica en la hemimandíbula; el protocono del P4 ocupa una posición media; la superficie oclusal del M1 y M2 muestra un marcado estrechamiento y alargamiento; y el metacónido del m1 tiene un desarrollo escaso. Dentro de Hemicyonidae, la morfología de la dentición recuerda bastante a los ejemplares de *Phoberocyon* de Loranca Arenas (MN2) en: el protocono del P4 es alargado, moderadamente alto, está muy poco proyectado lingualmente y su sentido de proyección es distal; los premolares inferiores presentan una cúspide distal accesoria bastante desarrollada; el p4 tiene un contorno oclusal elíptico y carece de una crístida distolingual; en m1, el metacónido está bastante desarrollado y en posición distal, la cuenca del talónido se inclina en sentido mesial, la constricción labial entre el protocónido y el hipocónido es importante y la muralla lingual del talónido es baja; el m2 presenta un paracónido muy desarrollado, su hipocónido es robusto y la cuenca del talónido está inclinada en sentido mesial. En el lado lingual del talónido de m2 destaca una muralla más baja que en Loranca. Además de la morfología, la talla de los dientes estudiados es cercana o se encuentra dentro del rango de variación de Loranca (Figs. 76 y 77). De este modo, el material de Ramblar 3B mantiene su atribución a *Phoberocyon hispanicus*.



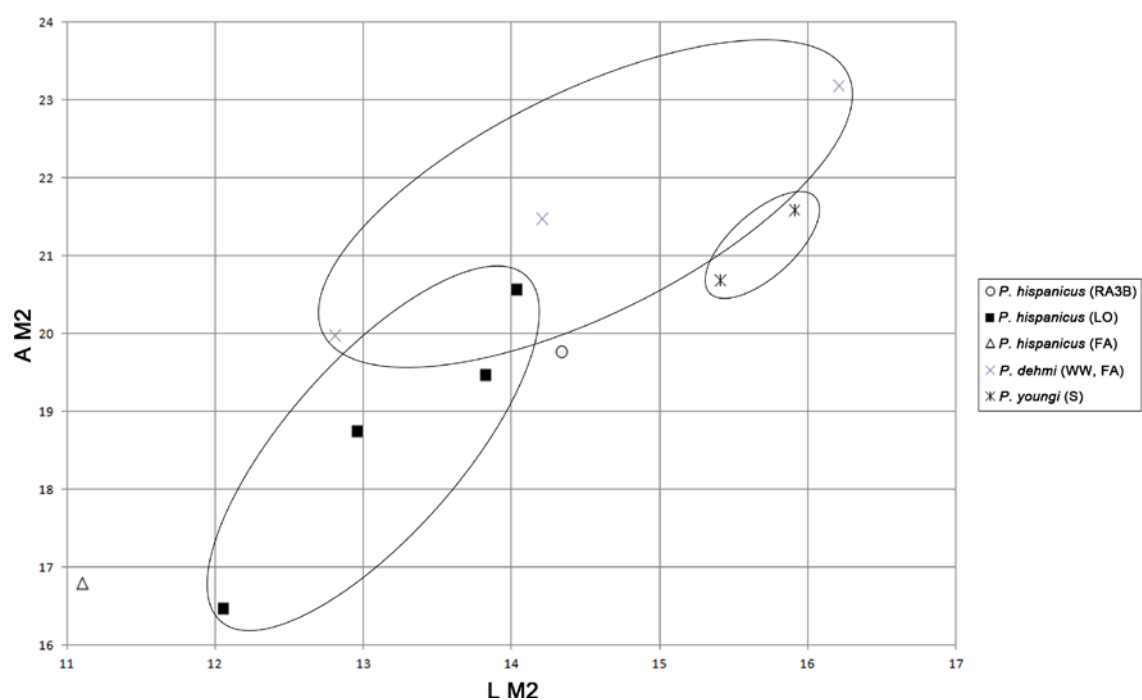
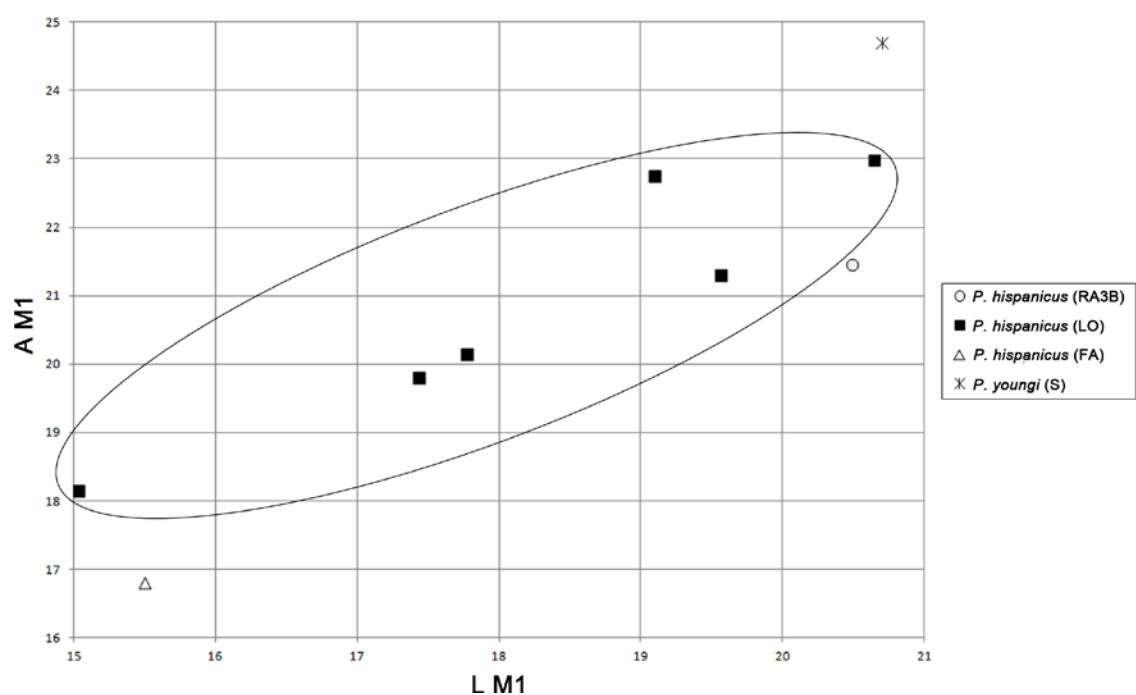
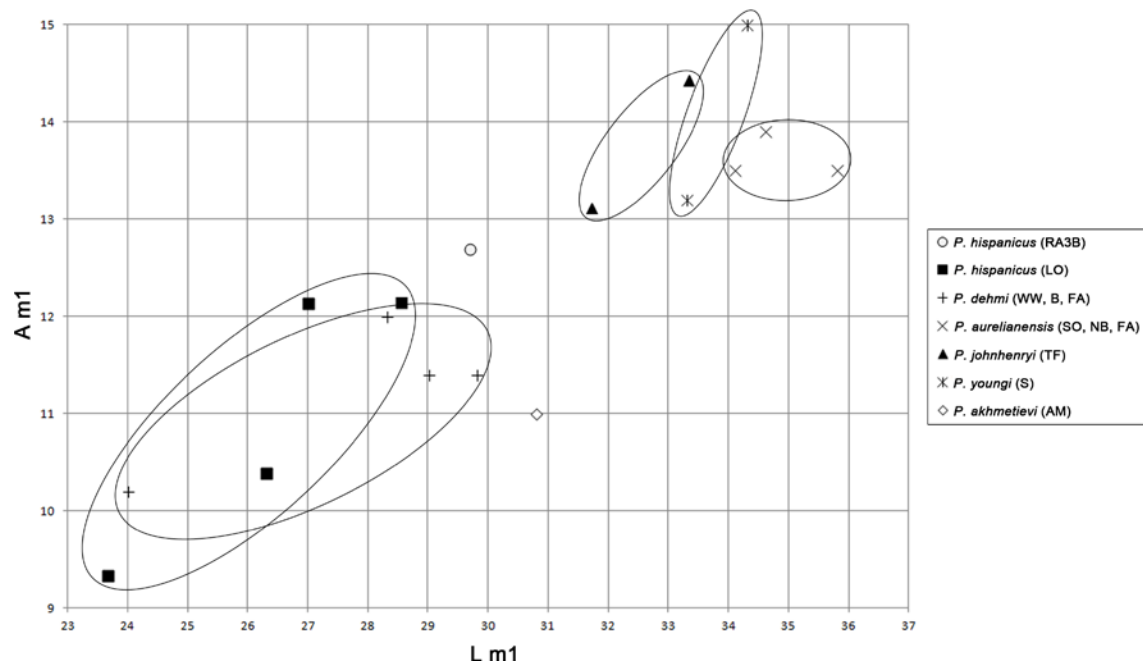
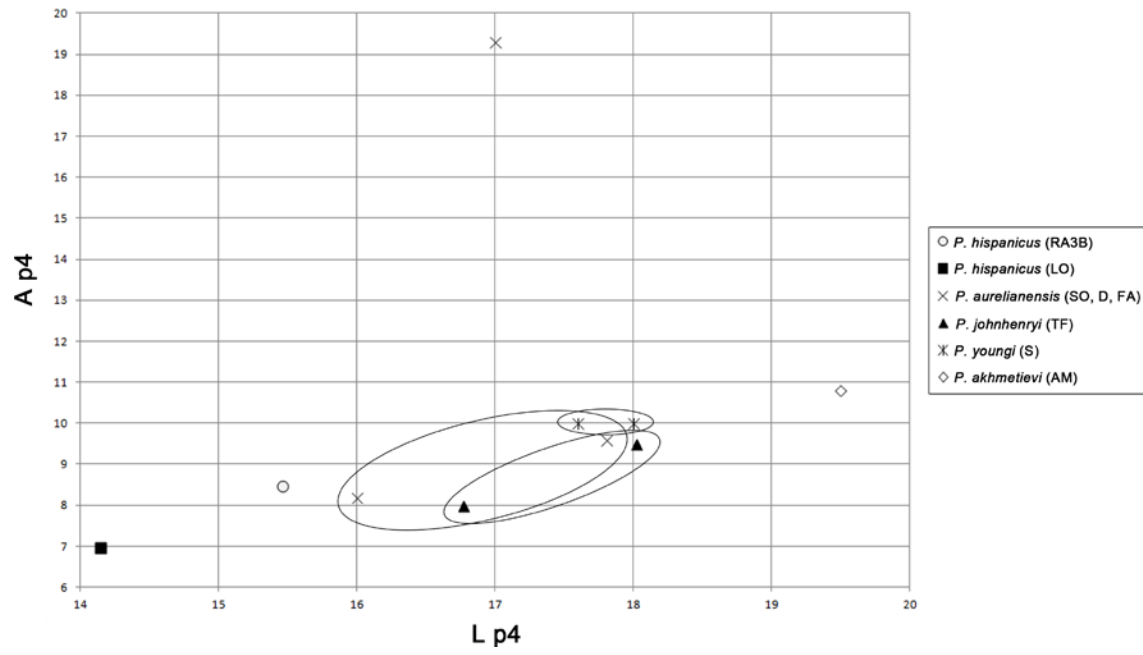


Fig. 76. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de Ramblar 3B. Abreviaturas: **CB**, Chilleurs-aux-Bois; **FA**, Faluns d'Anjou; **LO**, Loranca Arenas; **RA3B**, Ramblar 3B; **S**, Shanwang; **WW**, Wintershof-West. Medidas empleadas en la Tabla S17 (ver material suplementario).



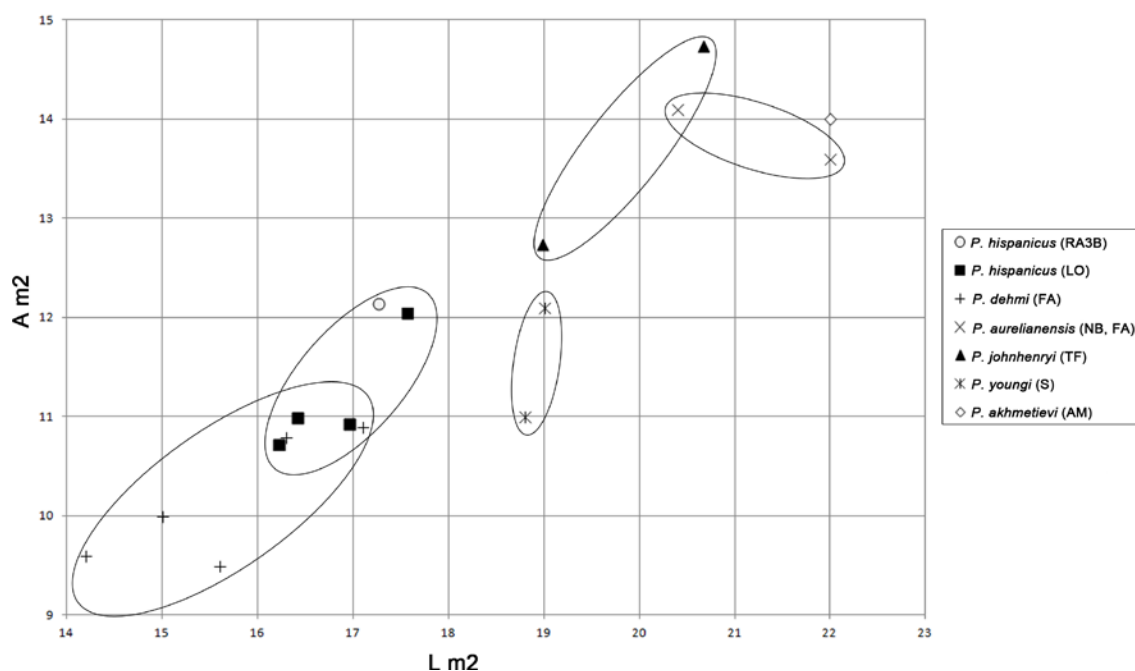


Fig. 77. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Ramblar 3B. Abreviaturas: **AM**, Aktau Mountains; **B**, Burgdorf; **D**, Daubèze; **FA**, Faluns d'Anjou; **LO**, Loranca Arenas; **NB**, Neuville-aux-Bois; **RA3B**, Ramblar 3B; **S**, Shanwang; **SO**, Sables de l'Orléanais; **TF**, Thomas Farm; **WW**, Wintershof-West. Medidas empleadas en la Tabla S18 (ver material suplementario).

Subfamilia Hemicyoninae Frick, 1926

Género *Hemicyon* Lartet, 1851

Hemicyon stehlini Hürzeler, 1944

Yacimiento: Artesilla, Zaragoza

Edad: MN4 (zona local Ca, Aragoniense inferior, Mioceno inferior)

Asignación previa: los tres ejemplares estudiados en este trabajo (MPZ-16503, MPZ-16504, MPZ-16505), fueron atribuidos a *Hemicyon stehlini* por Azanza et al. (1993, Pág.112).

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: MPZ-16503: fragmento de maxilar derecho. Individuo adulto. Consta de P3-M2. MPZ-16504: fragmento de hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de m1-m2.

Dentición inferior aislada: m2: MPZ-16505 (izdo.). Medidas realizadas en la Tabla 16.

Descripción

Fragmento de maxilar (MPZ-16503) (Fig. 78.1): en vista lateral se conserva parte del inicio del arco cigomático, que tiene su origen en el M2 y la parte rostral de la órbita se extiende hasta el M1. El foramen infraorbitario se encuentra a la altura de la parte mesial del P4. La muralla ósea caudal en la que inserta el M2 es amplia y vertical. En vista medial destaca un seno maxilar caudal pequeño, bastante profundo y ovalado. Este seno limita en su parte dorsal con el canal infraorbitario y está separado por un septo interseno maxilar, de la parte caudal conservada del seno maxilar rostral. En vista ventral, destaca un marcado surco palatino que se prolonga desde la parte mesolingual del M1 hasta la parte distolingual del P4. En el extremo más rostral de este surco, y atravesándolo por la mitad, se conserva parte de una crista. A pesar de las pocas piezas dentales en este maxilar, se aprecia el recorrido curvado o sigmoidal que describe la serie dental.

El P3 es alargado y elíptico mesodistalmente. La zona mesolabial es la peor conservada. Es sencillo, con una cúspide principal que ocupa una posición media y de la que descienden una crista mesolingual y otra distal. La cara labial es abombada, mientras que la lingual es más aplanada y tiene un cóngulo mucho más desarrollado.

El P4 es mucho más grande que el premolar anterior y comparte una forma alargada, pero subtriangular, y el mayor desarrollo del cóngulo lingual, con respecto al labial. La zona mesolabial está muy abombada. Los cóngulos labial y lingual ascienden hacia el extremo más distal, formando un pequeño resalte. La mayor parte del diente tiene el esmalte fracturado y un poco desplazado. La zona apical del paracono está muy deteriorada, y de él descienden una crista mesolingual y otra mesial que se unen al cóngulo. No hay parastilo. La zona distolingual del diente presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido mesolingual. El protocono está un poco desgastado. Esta cúspide está acortada mesodistalmente y ocupa una posición media con respecto al paracono. El protocono está moderadamente proyectado y su sentido de proyección es mesial.

El M1 es subcuadrado. En el lado labial destaca un cóngulo importante, que rodea al paracono y metacono. Ambas cúspides son cónicas, se encuentran al mismo nivel, el paracono es un poco más grande que el metacono y están separadas por una hendidura central. El metacono presenta una faceta de desgaste mucho mayor que la del paracono y está inclinada en sentido distolabial, mientras que la faceta del paracono lo hace en sentido distolingual. De la base del metacono desciende una pequeña crista transversal. La crista media está muy desgastada y no se puede comentar nada sobre ella. Este desgaste se extiende por gran parte de la región mesial. El lado mesial está bastante inclinado en sentido distal y de forma continua desde el extremo labial hasta el lingual. El extremo mesolingual está poco desarrollado. El lado distal está prácticamente perpendicular al lado labial. A lo largo del lado lingual se observa un cóngulo, que se engrosa considerablemente hacia el extremo distal, donde destaca una faceta de desgaste importante.

El M2 es un diente subrectangular y con forma arriñonada. En el lado labial hay un cóngulo muy desarrollado que rodea a un paracono mucho más grande que el metacono. Este último está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono. Esto genera una

fuerte inclinación del lado labial en sentido distal. Ambas cúspides son cónicas y están separadas por una hendidura central. De estas dos cúspides descienden una crista distal y otra mesial, donde la distal del paracono y la mesial del metacono contactan en la hendidura central. El paracono está acompañado de un pequeño parastilo mesial. La faceta de desgaste del paracono es más grande que la del metacono, y ambas están inclinadas en sentido mesolingual. De la base del metacono desciende una crista transversal que se dirige hacia la crista media, la cual, está muy mal conservada, especialmente en la región distal del diente. En ésta, aún se intuye el ascenso de su rama mesial hacia la zona mesolabial del diente. En el lado lingual se conserva parte de un cíngulo importante, que queda interrumpido en sus extremos mesial y distal.

Fragmento de hemimandíbula (MPZ-16504) (Fig. 78.2): en vista lateral destaca una fosa premasetérica, que se extiende, al menos, hasta la parte distal del m1. Esta está separada de la fosa masetérica por una cresta oblicua. La prolongación rostral el eje de esta cresta se sitúa bajo el m3, lo que indica una mayor invasión de la fosa masetérica en la premasetérica. La rama horizontal es baja, el contorno es curvado y su altura aumenta hacia la región caudal. El borde que rodea a la fosa premasetérica es bastante fino. En el extremo rostral de la rama ascendente se observa una superficie rugosa en la que insertaría el músculo *temporalis superficialis*, hasta culminar en el alveolo del m3. En vista lateral, este alveolo se sitúa alejado de la rama ascendente. Del p4 sólo se conserva un pequeño fragmento de la región distal.

El m1 es un diente alargado y de contorno elíptico, según el eje mesodistal. El borde mesial es redondeado, mientras que el distal está aplanado por la faceta de contacto con el m2. El lado labial está peor conservado que el lingual y en el primero, destaca una porción de cíngulo bastante importante en la región distal. En este punto el cíngulo está muy poco proyectado distalmente. El paracónido es la cúspide del trigónido peor conservada y su extremo mesial se inclina distalmente. En vista oclusal, esta cúspide está ligeramente torsionada en sentido lingual, formando un recorrido sigmoidal con el protocónido, el metacónido y la crístida lingual del talónido. El protocónido es mucho más grande y alto que el metacónido. El ápice del protocónido presenta una pequeña faceta de desgaste inclinada en sentido distolabial. De él descienden dos crístidas una mesolabial y otra distolingual mejor conservada. El metacónido está bastante desarrollado y ocupa una posición distal, con respecto al protocónido. De su ápice desciende una crístida mesolabial. Entre el protocónido y el metacónido hay una fractura que produce un ligero desplazamiento del esmalte. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=17,93^*$ mm; $L_{tal}=10,53$ mm). En el talónido destaca un hipocónido bajo, grácil y situado en posición mesial. La muralla lingual del talónido es alta. La cuenca del talónido es somera e inclinada en sentido distal, y está cerrada en su extremo distal por la unión de la crístida distal del hipocónido con la crístida lingual del talónido. La crístida mesial del hipocónido se extiende hasta la ladera distal del protocónido y la crístida lingual del talónido hasta la ladera distal del metacónido.

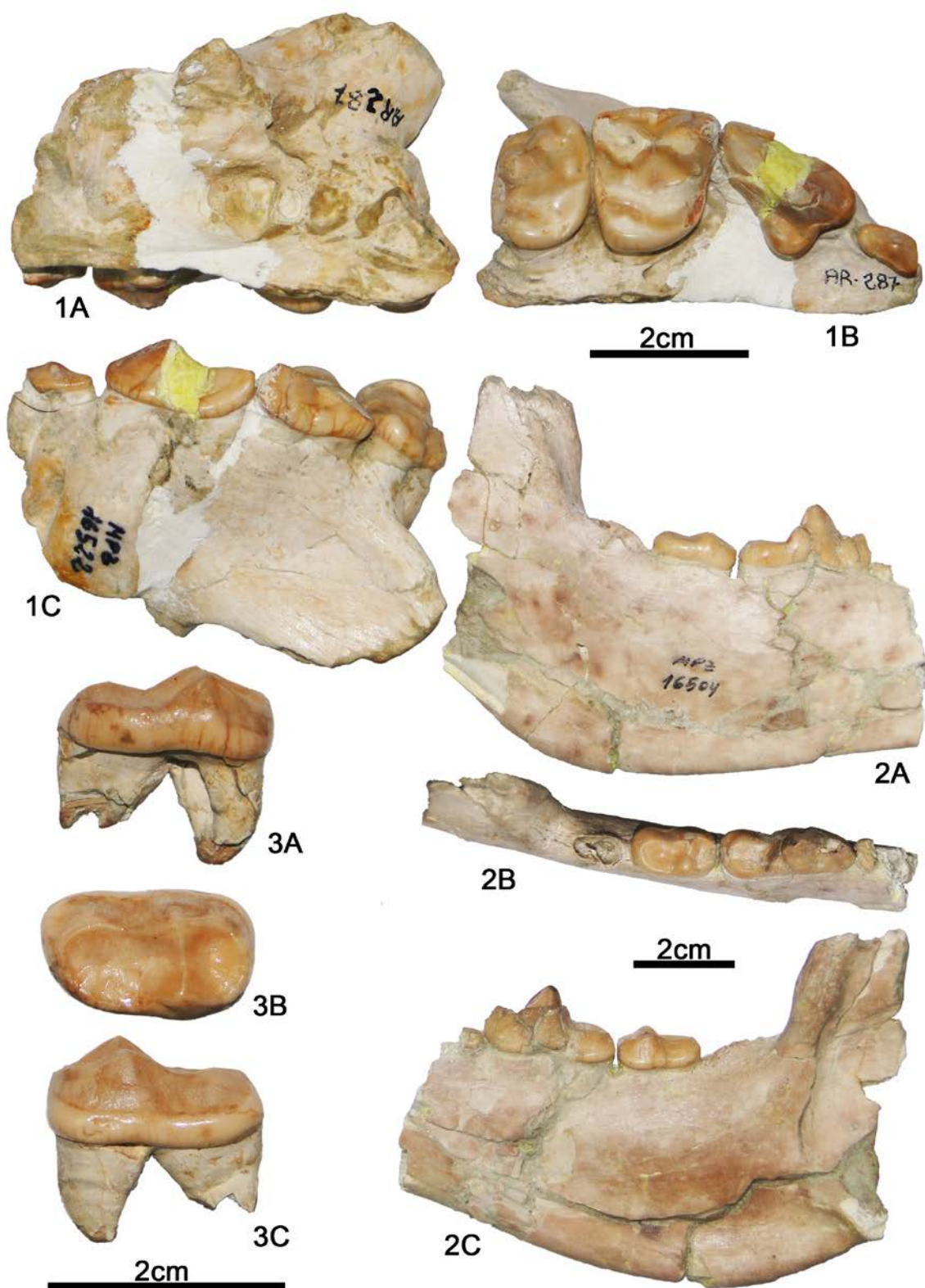


Fig. 78. Restos fósiles de *Hemicyon stehlini* de Artesilla (Zaragoza). 1, MPZ-16503, fragmento de maxilar derecho: 1A, vista medial; 1B, vista oclusal; 1C, vista labial. 2, MPZ-16504, fragmento de hemimandíbula izquierda: 2A, vista lingual; 2B, vista oclusal; 2C, vista labial. 3, MPZ-16505, m2 izquierdo: 3A, vista lingual; 3B, vista oclusal; 3C, vista labial.

El m2 es alargado y elipsoidal, a lo largo del eje mesodistal. El borde mesial está aplanado en su parte media, mientras que el extremo distal es redondeado. La cara labial está mucho más tendida que la lingual y presenta un cingulo bastante desarrollado, sobretodo, hacia su zona distal. En este punto, el cingulo está muy poco proyectado. El extremo distolingual está poco desarrollado. El protocónido presenta una faceta desgaste distolabial, por lo que la altura relativa entre éste y el metacónido se desconoce. En el lado mesolabial del protocónido hay una segunda faceta de desgaste importante. El metacónido es más pequeño que el protocónido y está un poco desplazado distalmente. Las crístidas mediales de ambas cúspides contactan en una hendidura central. Esto divide al diente en dos cuencas someras, una mesial en el trigónido y otra distal en el talónido. El extremo mesial de la crístida que rodea a la cuenca del trigónido está deteriorado. En el lado labial del talónido, se observa un hipocónido bajo, en posición distal y grácil, mientras que en la parte lingual hay una cúspide muy baja y menos importante que la labial. La muralla lingual del talónido es alta. La cuenca del talónido está inclinada en sentido mesial y está cerrada distalmente, por la unión de la crístida distal del hipocónido con la crístida lingual del talónido.

Dentición inferior aislada:

m2 (MPZ-16505) (Fig. 78.3): es alargado y elíptico, según el eje mesodistal. La cara labial está mucho más tendida que la lingual y destaca un cingulo importante, principalmente en el extremo distal. La proyección distal del cingulo en este punto es mucho mayor que en MPZ-16504. El extremo distolingual está poco desarrollado. El protocónido es moderadamente alto. Esta cúspide es más alta y más grande que el metacónido, y este último está ligeramente desplazado en sentido distal. Ambas cúspides quedan unidas a través de sus crístidas mediales, separando al diente en dos cuencas someras, una mesial en el trigónido y otra distal en el talónido. En la parte mesolingual de la crístida que une a ambas cúspides del trigónido, se observa un paracónido muy reducido. El paracónido está acompañado por dos cúspides pequeñas, en la parte mesial y cerca del protocónido, pero en la parte mesolabial hay una cúspide grande que supera en talla a las otras tres comentadas. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido bajo, en posición distal y grácil. La muralla lingual del talónido es alta. En el lado lingual se observan dos cúspides bajas, donde la mesial es más grande y más baja que la distal. La cuenca del talónido está inclinada en sentido mesial y está cerrada distalmente, por la unión de la crístida distal del hipocónido y la crístida lingual del talónido. Bajo la corona hay dos raíces, una mesial y otra distal, con el lado lingual bastante deteriorado, y la mesial está mucho mejor conservada.

Especímenes	P3	P4	M1	M2	LP4+M1	LP4-M2	LM1+M2
MPZ-16503 (d)	8,75* x 4,83	19,39 x 12,84	15,86 x 18,18	13,69 x 17,19	34,44	45,87	29,98

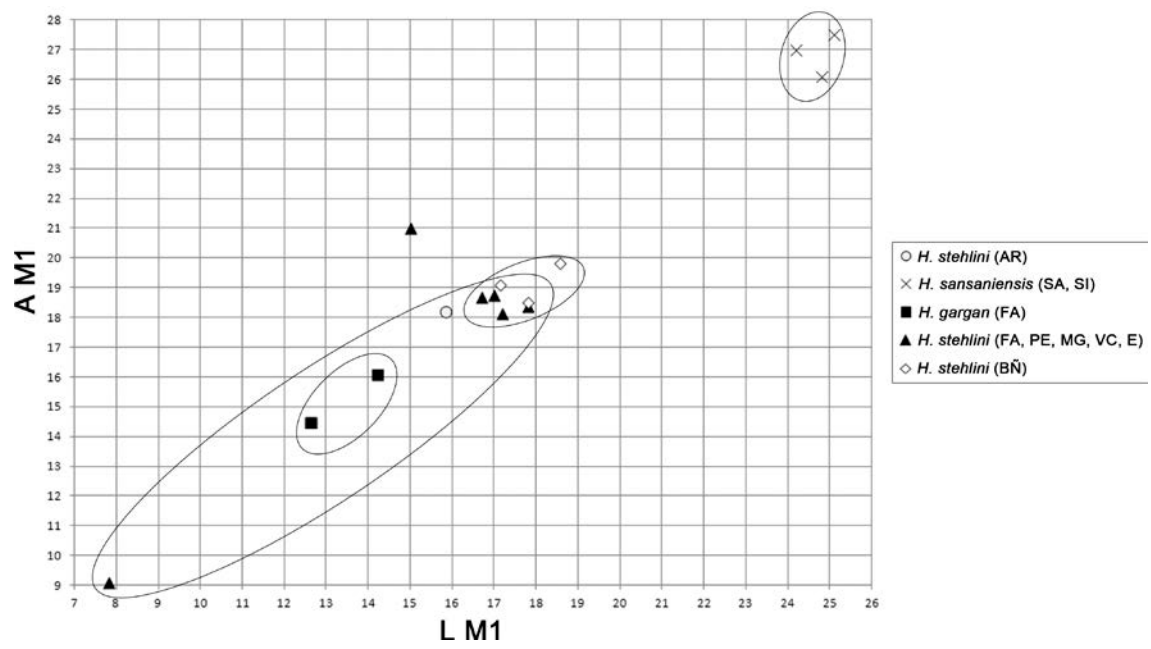
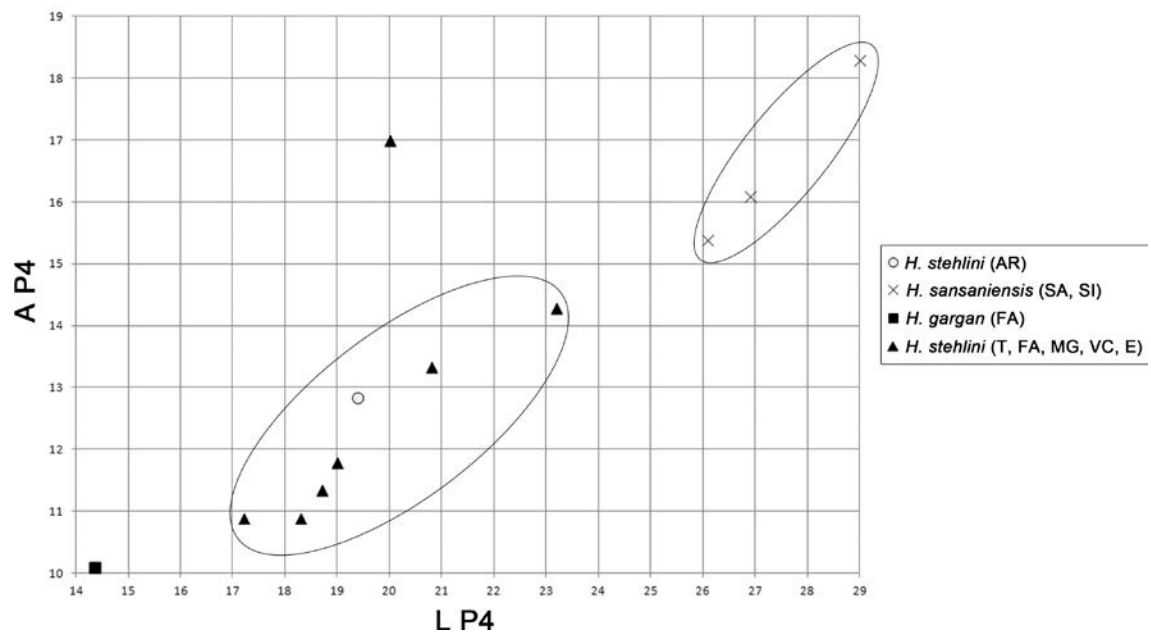
Especímenes	m1	m2	LSM
MPZ-16504 (i)	26,25* x 10,25*	16,50 x 10,43	55,17*
MPZ-16505 (i)		18,08 x 10,61	

Tabla 16. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior e inferior, y de la hemimandíbula de Hemicyonidae del yacimiento de Artesilla. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

Discusión

La posición media que ocupa el protocono del P4, la ausencia de M3, y el M1 y M2 alargados y estrechos permiten considerar a este ejemplar como un hemiciónido. El P4 difiere del holotipo de *Plithocyon armagnacensis* de Sansan (MN6) (MNHN.F.Sa 244-246) (Filhol, 1891, Pl. VII y IX; Ginsburg, 1961, Pl. VI) en el fuerte abombamiento mesolabial del paracono y en la ausencia de un parastilo, pero estos caracteres no permiten distinguirlo de *Phoberocyon* ni de *Hemicyon*. La talla de la dentición superior de *Phoberocyon* es mayor, pero dentro de *Hemicyon*, es muy similar a la de otros especímenes de Europa y de la Península Ibérica, atribuidos a *Hemicyon stehlini* (Fig. 79). Los especímenes considerados de esta especie, comparten con el de Artesilla los siguientes caracteres: un protocono acortado en P4, moderadamente proyectado y con un sentido de proyección mesial; M1 con el extremo mesolingual poco desarrollado; el lado mesial del M1 bastante inclinado en sentido distal y de forma continua desde el extremo labial hasta el lingual; y el lado distal del M1 prácticamente perpendicular al lado labial.

La hemimandíbula MPZ-16504 presenta una fosa premasetérica, característica de hemiciónidos. La extensión rostral de esta fosa hasta el m1 y la morfología de la dentición inferior recuerda al género *Hemicyon*. Esta última comparte los siguientes caracteres: muralla lingual del talónido de m1 alta; cúspides linguales del talónido de m1 muy bajas o prácticamente ausentes; hipocónido de m1 bajo, grácil y situado en posición mesial; cuenca del talónido de m1 inclinada en sentido distal; paracónido de m2 reducido; muralla lingual del talónido de m2 alta; cúspides linguales del talónido de m2 muy bajas o prácticamente ausentes; e hipocónido de m2 bajo (propio de *H. stehlini*), grácil y situado en posición distal. En cuanto a la talla de ambos molares, esta es muy cercana a la de los dientes homólogos del holotipo de *Hemicyon stehlini* de Pontlevoy (MN5) y a otros ejemplares de Europa (Fig. 80). Por ello, los especímenes de Artesilla mantienen su atribución a *H. stehlini*.



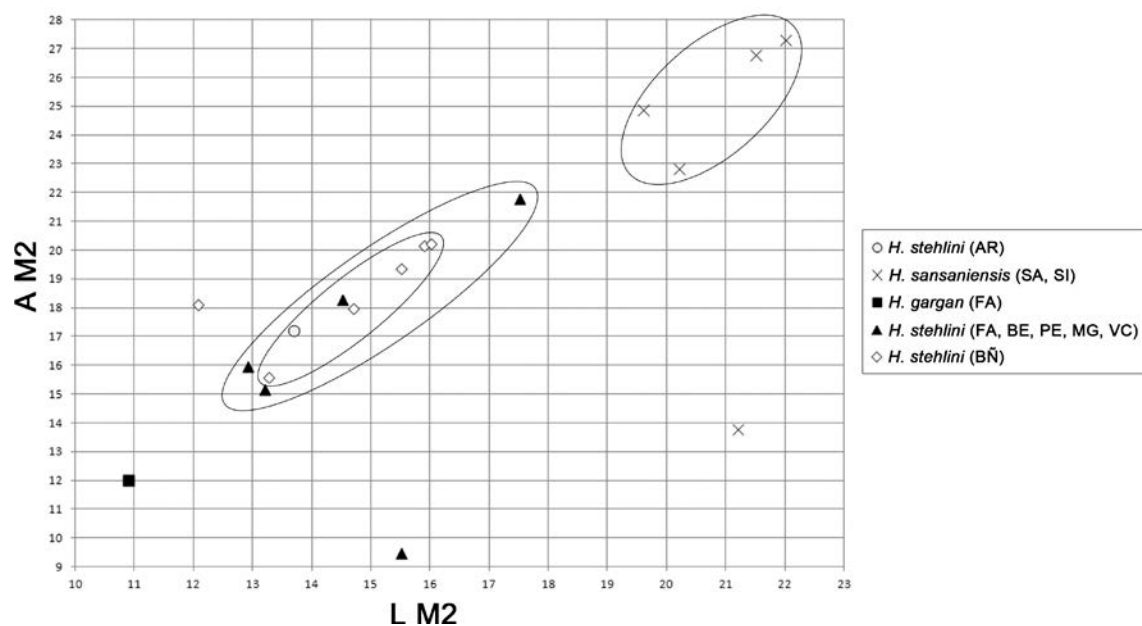
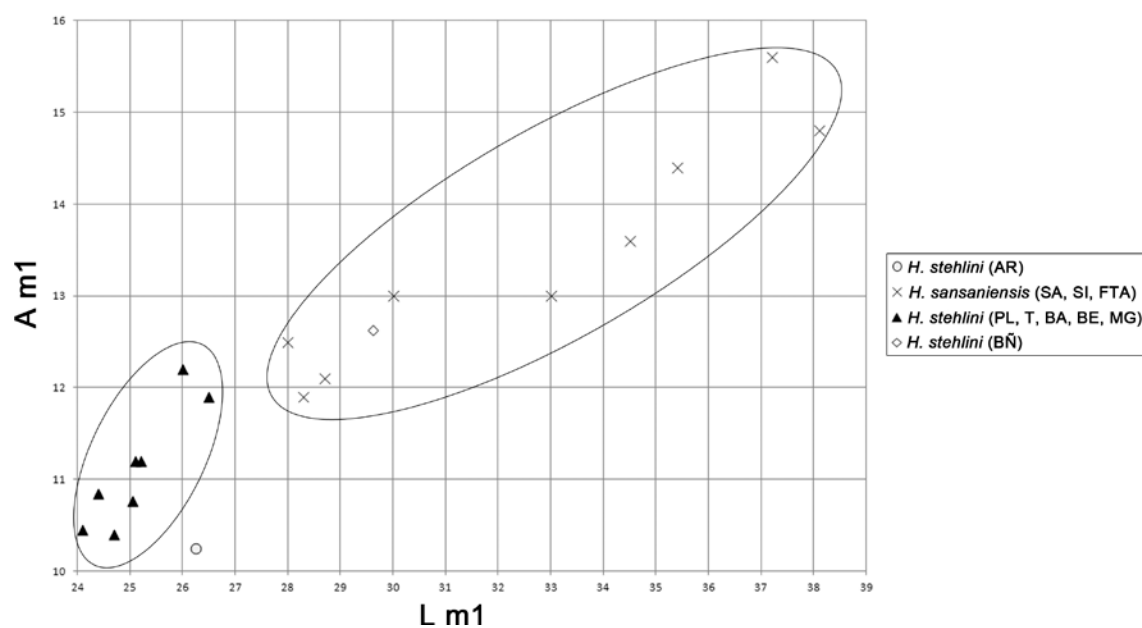


Fig. 79. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de Artesilla. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **BE**, Bézian; **BÑ**, Buñol; **E**, Engelswies; **FA**, Faluns d'Anjou; **MG**, Montréal du Gers; **PE**, Pellecatus; **SA**, Sansan; **SI**, Simorre; **T**, Tavers; **VC**, Vieux-Collonges. Medidas empleadas en la Tabla S19 (ver material suplementario).



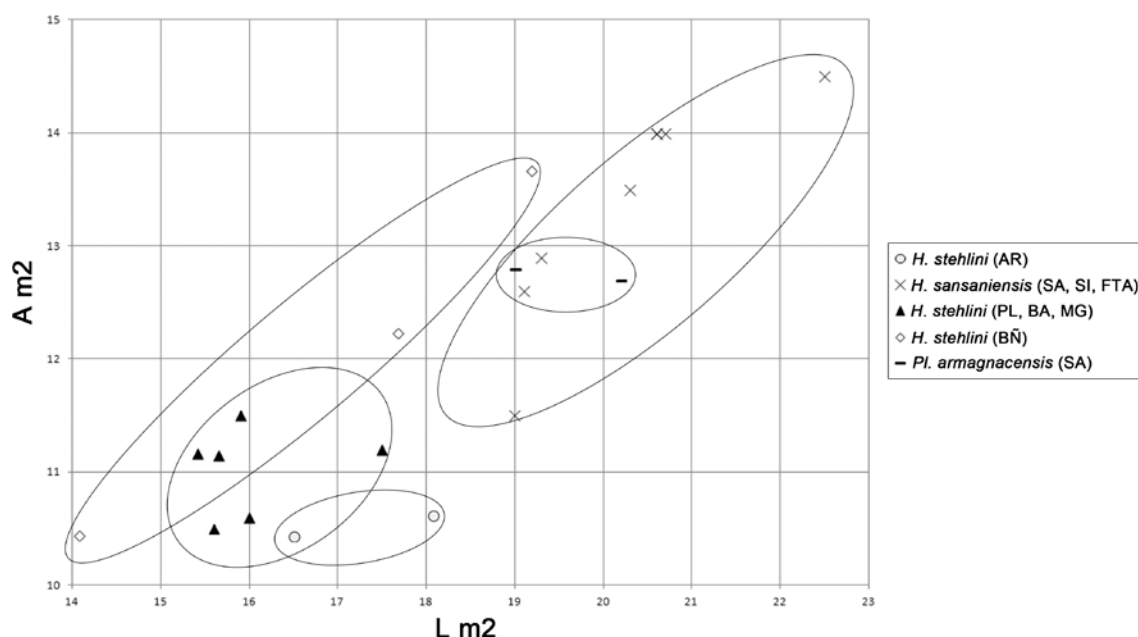


Fig. 80. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Artesilla. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **BA**, Baigneaux; **BE**, Bézian; **BÑ**, Buñol; **FTA**, Faluns de Touraine y d'Anjou; **MG**, Montréal du Gers; **PL**, Pontlevoy; **SA**, Sansan; **SI**, Simorre; **T**, Tavers. Medidas empleadas en la Tabla S20 (ver material suplementario).

Hemicyon cf. stehlini Hürzeler, 1944

Yacimiento: El Terrero, Zaragoza

Edad: MN5 (zona local Dc, Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición superior aislada: **P4:** MNCN 73967 (dcho.); **M1:** MNCN 73968 (dcho.); **M2:** MNCN 73970 (dcho.). Además de pertenecer todos al mismo lado, estos dientes presentan un estado de conservación y una talla similar. La coincidencia en las facetas articulares entre el M1 y el M2 indican un mismo individuo, mientras que la faceta distal del P4 no puede ser comparada con la del M1. Medidas realizadas en la Tabla 17.

Descripción

P4 (MNCN 73967) (Fig. 81.1): es un diente alargado mesodistalmente y subtriangular. En el lado lingual destaca un cúngulo importante, que se interrumpe por la falta de gran parte de la zona distal. El paracono tiene una gran faceta de desgaste en su ápice, inclinada en sentido distolingual. Este desgaste se continúa con otra faceta más pequeña y estrecha en la región distolingual. Entre esta zona y el paracono se observa una profunda hendidura labial. De la

ladera del paracono desciende una crista mesial que contacta con el cúngulo. No hay parastilo. El protocono tiene una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido mesolingual. Esta cúspide se encuentra en posición media, con respecto al paracono, está acortado, moderadamente proyectado y con un sentido de proyección mesial. Bajo la corona se observa una raíz mesial, otra distal y una tercera lingual, mejor conservada que las dos primeras.

M1 (MNCN 73968) (Fig. 81.2): diente de contorno subcuadrado. En el lado labial destaca un cúngulo importante, que rodea al paracono y al metacono. Ambas cúspides presentan un alto grado de desgaste. La faceta de desgaste del paracono está inclinada mesolingualmente, mientras que la del metacono lo está en sentido distolingual. Estas cúspides están unidas por una hendidura central y se encuentran al mismo nivel. El lado mesial está bastante inclinado en sentido distal y el extremo mesolingual está poco desarrollado. En el lado mesial del paracono se observa una pequeña faceta triangular para el P4. La crista media está muy desgastada, al igual que toda la parte distal y lingual del diente. El lado distal está parcialmente conservado y es prácticamente perpendicular al lado labial. En él destaca una faceta para el M2 grande, elíptica y alargada labiolingualmente. Bajo la corona se observan dos raíces labiales y una tercera lingual, donde la mesolabial es la mejor conservada.

M2 (MNCN 73970) (Fig. 81.3): este molar es subrectangular, con un contorno arriñonado y su talla es cercana a la del M1. Alrededor del paracono hay un cúngulo labial bien definido y bastante desarrollado. El paracono paracono es mucho más grande que el metacono y este último, está bastante desplazado lingualmente con respecto al paracono. Esto genera una fuerte inclinación, en sentido distal, del lado labial y una marcada concavidad entre ambas cúspides. Estas dos cúspides presentan unas facetas de desgaste importantes e inclinadas en sentido distolingual. La crista mesial del paracono y la distal del metacono aún se conservan, y la primera forma un parastilo pequeño con el cúngulo. En el lado mesial del diente destaca una faceta para el M1 grande, elíptica y alargada labiolingualmente. La crista media y la zona distolingual están muy desgastadas. Bajo la corona se observan dos raíces labiales y una lingual más grande, donde la raíz distolabial es la peor conservada.

Especímenes	P4	M1	M2
MNCN 73967 (d)	20,02* x 12,89		
MNCN 73968 (d)		18,68 x 19,40*	
MNCN 73970 (d)			14,67 x 18,76*

Tabla 17. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de El Terrero. Abreviaturas: **d**, lado derecho. *Cantidad aproximada.

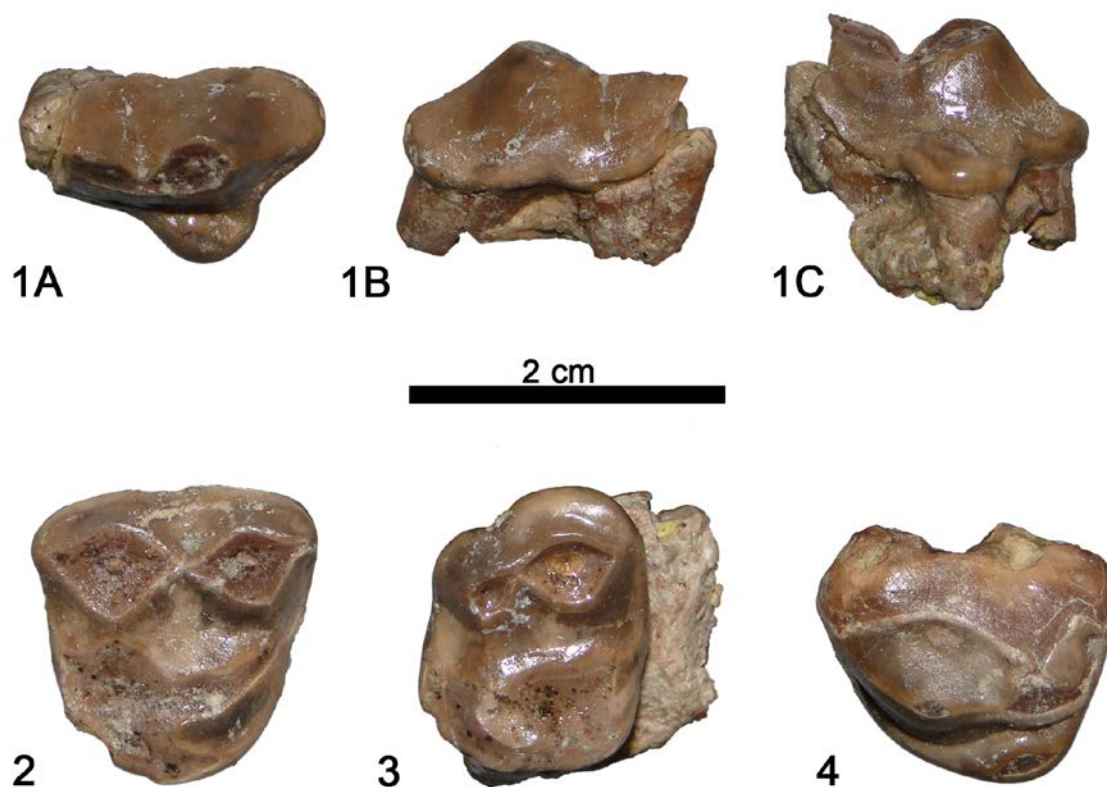
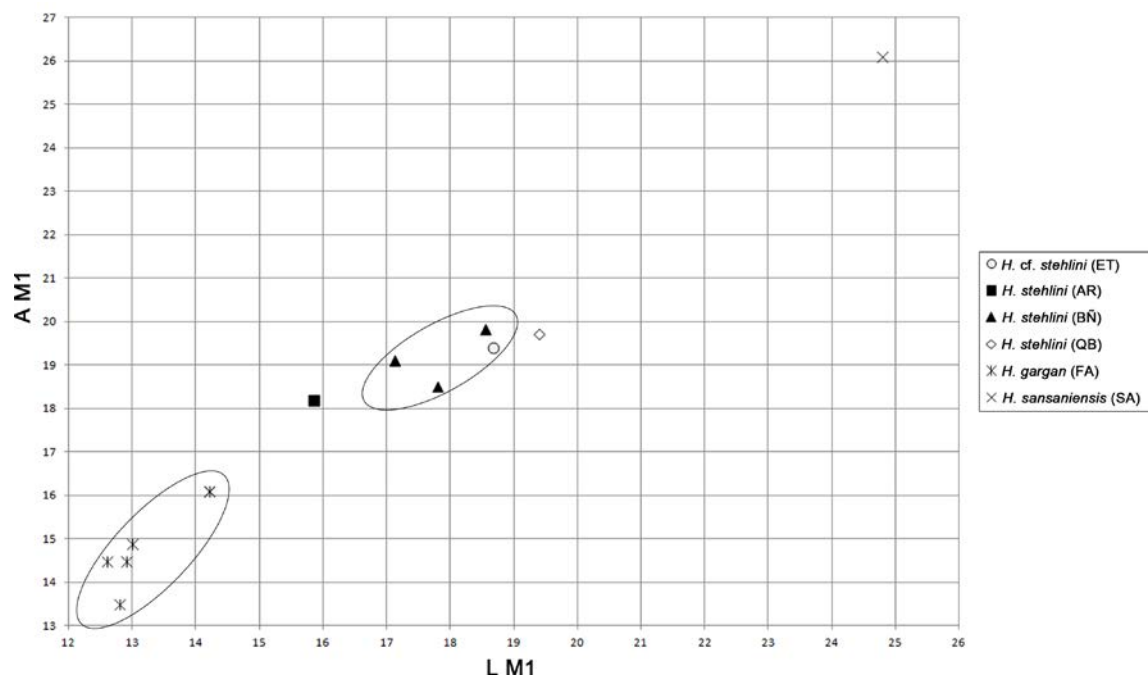
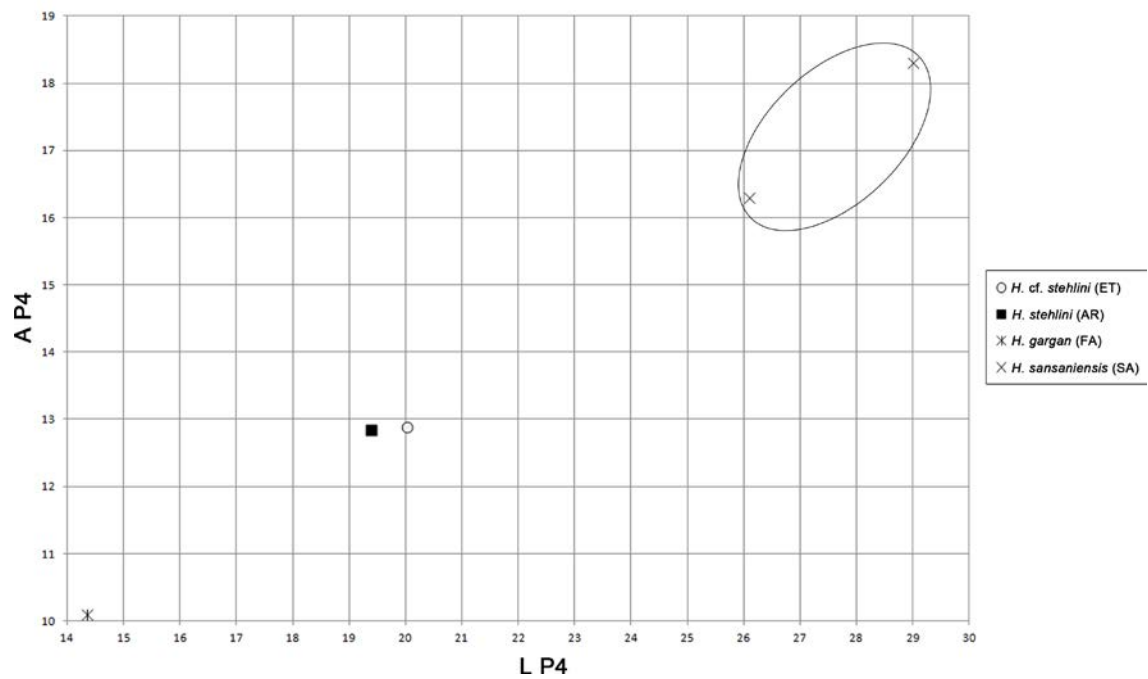


Fig. 81. Dentición superior aislada de El Terrero (Zaragoza). **1**, MNCN 73967, P4 derecho de *Hemicyon* cf. *stehlini*: **1A**, vista oclusal; **1B**, vista labial; **1C**, vista lingual. **2**, MNCN 73968, M1 derecho de *Hemicyon* cf. *stehlini*: vista oclusal. **3**, MNCN 73970, M2 derecho de *Hemicyon* cf. *stehlini*: vista oclusal. **4**, MNCN 73969, fragmento de M1 izquierdo de Hemicyonidae indet: vista oclusal.

Discusión

Suponiendo que estos tres dientes pertenecen a un mismo individuo, se han considerado de un hemiciónido por la posición media que ocupa el protocono de P4, y por la superficie oclusal alargada y muy estrecha de los dos molares. La ausencia de parastilo en el P4 recuerda a *Hemicyon*. Este diente y el M1 muestran una morfología similar a la de los ejemplares de *H. stehlini* de Artesilla (MN4), Buñol (MN4) (Belinchón y Morales, 1989) y Quinta da Barbacena (MN4) (Ginsburg y Antunes, 1995) basada en: P4 con un protocono acortado, moderadamente proyectado y en sentido mesial; M1 subcuadrado, con poca diferencia entre la longitud y la anchura; M1 con el extremo mesolingual poco desarrollado y el lado distal prácticamente perpendicular al lado labial. Desgraciadamente, el mal estado de conservación del protocono y metacúnulo en el M1 y M2 de El Terrero, no permite hacer comparaciones. La talla del P4 es similar al del maxilar de Artesilla (Fig. 82). Ambos molares tienen una talla algo mayor que el ejemplar de Artesilla, pero se encuentran dentro del rango de variación de Buñol y el tamaño del M1 es muy cercano al homólogo de Quinta da Barbacena (Fig. 82). De este modo, los tres dientes estudiados se han clasificado como *Hemicyon* cf. *stehlini*.



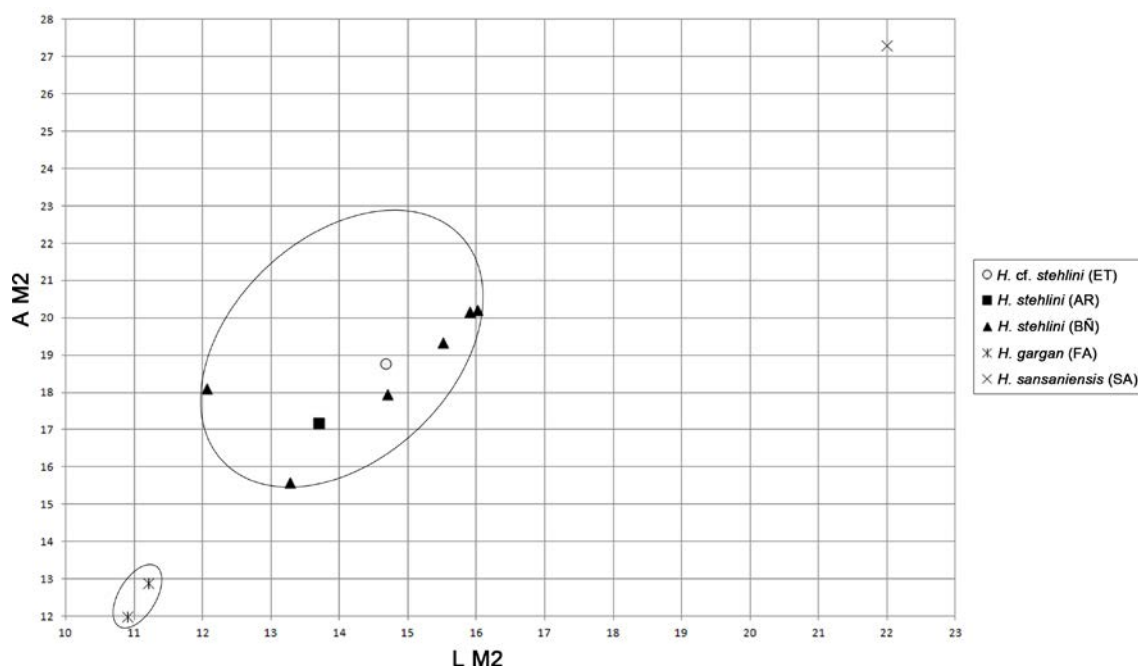


Fig. 82. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de El Terrero. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **BÑ**, Buñol; **FA**, Faluns d'Anjou; **ET**, El Terrero; **QB**, Quinta da Barbacena; **SA**, Sansan. Medidas empleadas en la Tabla S21 (ver material suplementario).

Género *Dinocyon* Jourdan, 1861

Dinocyon aff. *mayorali* (Astibia, Morales y Ginsburg, 2000)

Yacimientos: Valdemoros 4A, La Barranca y Manchones

Yacimiento: Valdemoros 4A, Zaragoza

Edad: MN5 (zona local Dd, Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición inferior aislada: m2: VM 4A 52 (izdo.). Medidas (en mm): m2=18,55 x 11,87

Descripción

m2 (VM 4A 52) (Fig. 83): este molar es más largo que ancho. La cara labial está más tendida que la lingual y la primera presenta un cóngulo bien definido que no se continúa hacia la región distal. En el extremo mesial hay una faceta triangular para el m1 y en el extremo opuesto hay otra faceta para el m3 más pequeña y elíptica. El extremo distal está ligeramente inclinado en sentido distal. El protocónido está muy desgastado, a diferencia del metacónido, y su faceta se inclina en sentido distolabial. En el lado mesolabial del protocónido hay otra faceta de desgaste importante. El metacónido es más pequeño que el protocónido. Ambas cúspides

contactan en una hendidura central, dividiendo al diente en dos cuencas someras. La crístida labial del metacónido desciende hacia esta hendidura central. En el extremo mesolingual de la crístida que rodea a la cuenca del trigónido, hay un paracónido moderadamente desarrollado. En el lado labial destaca una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolabial, seguramente perteneciente al hipocónido. La cuenca del talónido se inclina en sentido mesial y está cerrada distalmente por una crístida. La muralla lingual es baja y sobre ella hay una cúspide muy desgastada, cuya faceta es grande y se inclina en sentido mesolabial. Bajo la corona hay una raíz mesial y otra distal, con el lado labial mejor conservado que el lingual.

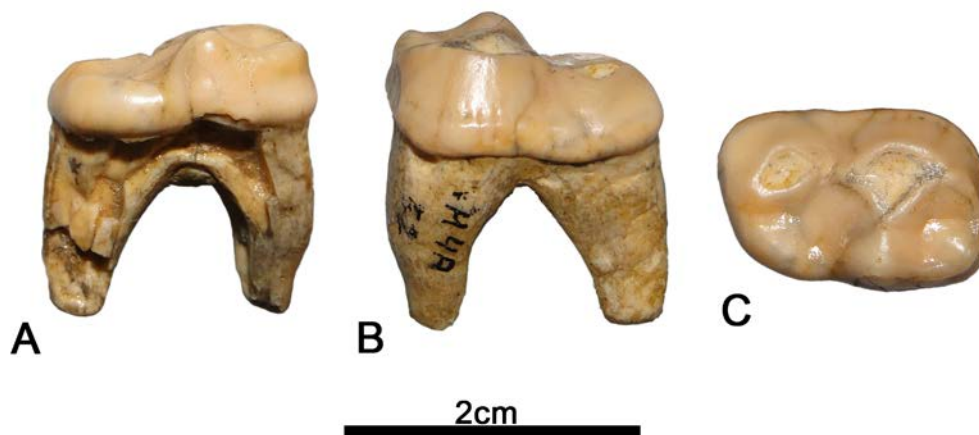


Fig. 83. Dentición inferior aislada de *Dinocyon* aff. *mayoralii* de Valdemoros 4A (Zaragoza). VM 4A 52, m2 izquierdo: **A**, vista lingual; **B**, vista labial; **C**, vista oclusal.

Dinocyon* aff. *mayoralii (Astibia, Morales y Ginsburg, 2000)

2006-*Hemicyon* sp. aff. *H. sansaniensis* Lartet. Peigné et al., Pl. I, Figs. 1-5

Yacimiento: La Barranca, Zaragoza

Edad: MN6 (zona local G2, Aragoniense superior, Mioceno medio).

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición inferior aislada: **m1:** MNCN 73146 (LB-28) (dcho.), MNCN 73147 (LB-26) (izdo.); **m2:** MNCN 73148 (LB-29) (dcho.), MNCN 73149 (LB-27) (izdo.); **m3:** MNCN 73150 (LB-30) (dcho.). Estos especímenes probablemente pertenecen al mismo individuo. Medidas realizadas en la Tabla 18.

Descripción

m1 [MNCN 73146 (Fig. 84.2), MNCN 73147 (Fig. 84.1)]: es un diente alargado y elíptico en sentido mesodistal. Ambos dientes están bien conservados. El extremo mesial es redondeado, mientras que el distal es más aplanado, ligeramente inclinado en sentido distal y presenta una pequeña faceta triangular para el m2. El protocónido es la cúspide más alta y más grande del trigónido, seguida del paracónido y el metacónido. Del ápice del protocónido descienden dos crístidas, una distolingual pequeña que contacta con la crístida mesolabial del metacónido, en una hendidura somera; y otra crístida mesolabial mucho más desarrollada, que culmina en una hendidura más profunda junto con la gran crístida distolabial del paracónido. En la ladera mesolingual del paracónido se observa una segunda crístida más pequeña, que desciende hasta aproximadamente la mitad de la ladera, la cual, se inclina distalmente. En vista oclusal, el paracónido está girado hacia el lado lingual, formando un recorrigio sigmoidal con el protocónido, metacónido y las cúspides linguales del talónido. El metacónido está bastante desarrollado y ocupa una posición distal, prácticamente por detrás del protocónido. En la ladera distolabial del paracónido se observa una faceta de desgaste importante y el lado labial del protocónido del MNCN 73146 está peor conservado que el del otro diente. El trigónido es más largo que el talónido [MNCN 73146 (Ltri=27 mm; Ltal=12,35 mm); MNCN 73147 (Ltri=27,44 mm; Ltal=12,93 mm)]. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido bajo, grácil y situado en posición mesial. La constricción en el lado labial, entre el protocónido y el hipocónido, es muy débil. La muralla lingual es baja y en ella hay dos cúspides altas y muy próximas entre sí, donde la mesial es mucho más grande y más alta que la distal. Las cúspides linguales de MNCN 73146 están un poco menos desarrolladas. La cuenca del talónido es somera, se inclina en sentido distal y está cerrada distalmente, por la unión de la crístida distal del hipocónido con la crístida lingual. Bajo la corona de MNCN 73146 hay una raíz mesial y otra distal muy bien conservadas, mientras que en MNCN 73147 la raíz mejor conservada es la mesial.

m2 [MNCN 73148 (Fig. 84.3), MNCN 73149 (Fig. 84.4)]: este molar es alargado y elíptico mesodistalmente. El extremo distal es más redondeado que el mesial y ambos presentan unas facetas cóncavas, donde la mesial es triangular y grande, mientras que la distal es más pequeña y redondeada. Estas facetas articulan con el talónido del m1 y el trigónido del m3, respectivamente. En vista oclusal, el borde mesial es prácticamente perpendicular al eje mayor del diente, mientras que el borde distolingual está bastante inclinado en sentido distal. En el extremo distolabial destaca una proyección distal importante. El lado labial está mucho más tendido que el lingual y en la parte mesolabial del protocónido destaca una faceta de desgaste ovalada y grande. El protocónido es más alto y más grande que el metacónido, y este último está ligeramente desplazado distalmente, con respecto al protocónido. Estas dos cúspides están separadas por una hendidura central, donde se enfrentan la crístida lingual del protocónido y la labial del metacónido. Esto divide al diente en dos cuencas someras, una en el trigónido y otra en el talónido. En la parte mesolingual de la crístida que rodea a la cuenca del trigónido, destaca un paráconido moderadamente desarrollado. En MNCN 73148, también se observa una pequeña cúspide en la parte mesolabial de la crístida. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido bastante alto, robusto y situado en posición distal. La muralla lingual es

baja y sobre ella hay dos cúspides altas, donde la mesial es más grande y más alta que la distal. En MNCN 73148 la cúspide distal está un poco más desarrollada que en el otro molar. En ambos ejemplares el entocónido presenta una faceta de desgaste pequeña y triangular en su lado lingual. La cuenca del talónido se inclina en sentido distal y está cerrada distalmente, por una crístida que contacta con el lado lingual del hipocónido, mientras que la crístida distal de este último continúa distalmente. Bajo la corona, MNCN 73148 conserva bien la raíz distal y en MNCN 73149 la raíz mesial se conserva mejor que la distal.

m3 (MNCN 73150) (Fig. 84.5): este diente es mucho más pequeño que los molares anteriores y su contorno es subtriangular, debido al mayor estrechamiento de la zona distal. En vista oclusal, el borde mesial es oblicuo en sentido distal y presenta una faceta pequeña y ovalada para el talónido del m2, y el extremo distal es mucho más redondeado. El lado labial está mucho más tendido que el lingual. El protocónido tiene una pequeña faceta de desgaste inclinada en sentido mesolingual, y es más alto y más grande que el metacónido. Este último es la cúspide más voluminosa del diente y está un poco desplazada distalmente, con respecto al protocónido. Del metacónido desciende una crístida labial, que culmina en la base del protocónido y divide al diente en dos cuencas someras, una mesial en el trigónido y otra distal en el talónido. En el extremo mesolingual de la crístida que rodea a la cuenca del trigónido, se observa un paracónido muy reducido. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido mucho más pequeño que las dos cúspides principales del trigónido. La cuenca del talónido queda cerrada distalmente por la unión de la crístida distal del hipocónido con la crístida lingual. Bajo la corona se conservan bien una raíz mesial y otra distal fusionadas.

Especímenes	m1	m2	m3
MNCN 73146 (d)	36,27 x 15,47		
MNCN 73147 (i)	35,81 x 15,17		
MNCN 73148 (d)		24,50 x 15,57	
MNCN 73149 (i)		24,55 x 15,02	
MNCN 73150 (d)			13,95 x 11,30

Tabla 18. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de La Barranca. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo.

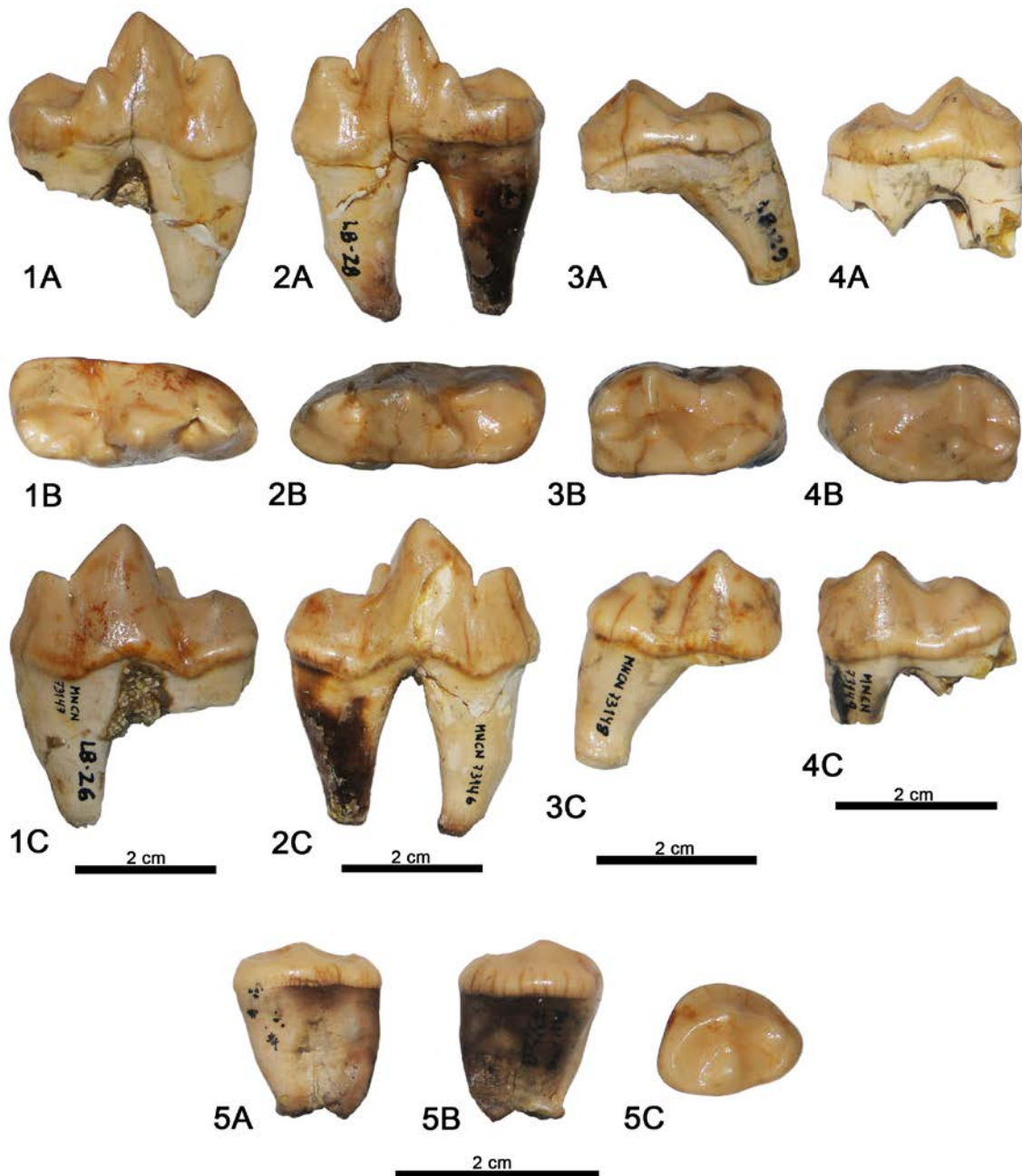


Fig. 84. Dentición inferior aislada de *Dinocyon* aff. *mayoralii* de La Barranca (Zaragoza). 1, MNCN 73147, m1 izquierdo: 1A, vista lingual; 1B, vista oclusal; 1C, vista labial. 2, MNCN 73146, m1 derecho: 2A, vista lingual; 2B, vista oclusal; 2C, vista labial. 3, MNCN 73148, m2 derecho: 3A, vista lingual; 3B, vista oclusal; 3C, vista labial. 4, MNCN 73149, m2 izquierdo: 4A, vista lingual; 4B, vista oclusal; 4C, vista labial. 5, MNCN 73150, m3 derecho: 5A, vista lingual; 5B, vista labial; 5C, vista oclusal.

Dinocyon aff. *mayoralii* (Astibia, Morales y Ginsburg, 2000)

1998-*Hemicyon sansaniensis sansaniensis* Lartet. Ginsburg y Morales, Pág. 99

Yacimiento: Manchones, Zaragoza

Edad: MN6 (zona local G2, Aragoniense superior, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición superior aislada: **M1:** MNCN 73189 (CA 113) (izdo.); **M2:** MNCN 73191 (CA 105) (dcho.), MNCN 73192 (CA 106) (izdo.). Medidas (en mm): M1=21,89 x 24,70; M2 (d)=16,70 x 21,55; M2 (i)=17 x

Descripción

M1 (MNCN 73189) (Fig. 85.1): es un diente subrectangular, con la parte labial más larga que la lingual. El cóngulo labial está bastante desarrollado y rodea al paracono y al metacono. De ambas cúspides descienden una crista mesial y otra distal, donde la mesial del paracono genera un parastilo pequeño en el contacto con el cóngulo labial. Gran parte de la crista mesial y del lado mesolingual del paracono, incluyendo el parastilo, están afectados por una faceta de desgaste importante, que se extiende por el extremo mesial del diente y por la rama mesial de la crista media. Los ápices del paracono y metacono están un poco desgastados, con la faceta de desgaste del paracono inclinada en sentido distolabial y la del metacono en sentido distolingual. En el lado distolingual de los ápices del paracono y metacono se observa otra faceta de desgaste, siendo más grande la del paracono. En el extremo mesial del paracono se observa una faceta pequeña y ovalada para el P4, y en el extremo distal del metacono se observa otra más alargada labiolingualmente para el M2. Ambas cúspides son cónicas, se encuentran al mismo nivel, están separadas por una hendidura central, y el paracono es más alto y un poco más grande que el metacono. En la base de este último hay una crista pequeña, que se une a la crista media de forma muy oblicua y en sentido mesial. A lo largo de la crista media se observa un protocono con un ligero desgaste en su ladera labial y un metacónulo muy bajo o prácticamente ausente. Ambos son gráciles. La preprotocrista describe un arco grande que asciende hacia el extremo mesial del diente. La postmetaconulocrista forma un arco más pequeño en su ascenso hacia el extremo distal, pero está desgastada en gran parte de su recorrido. El lado mesolabial está muy inclinado en sentido distal, mientras que la zona mesolingual está prácticamente perpendicular al lado labial del diente. El lado distal se inclina bastante en sentido mesial. El borde mesolingual del diente está moderadamente desarrollado, y en él se observa un cóngulo que recorre todo el lado lingual, engrosándose significativamente en el extremo más distal. En este punto se observa un hipocono alto y robusto, que está acompañado de crenulaciones pequeñas. Bajo la corona hay tres raíces, dos labiales y una lingual, con la distolabial mejor conservada.

M2 [MNCN 73191 (Fig. 85.2), MNCN 73192 (Fig. 85.3)]: este molar es subrectangular y de forma arriñonada. El cóngulo labial está bastante desarrollado, y rodea al paracono y al metacono. Ambas cúspides son cónicas, y el paracono es más alto y mucho más grande que el metacono. Este último está bastante desplazado en sentido lingual, con respecto al paracono, lo que genera una fuerte inclinación del lado labial en sentido distal. El metacono está

prácticamente bien conservado, mientras que el ápice del paracono muestra una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido mesolingual. De los ápices de estas dos cúspides descienden una crista mesial y otra distal, donde la crista distal del paracono y la mesial del metacono contactan en una hendidura central profunda. En ambos dientes hay una crista transversal que desciende oblicuamente y en sentido mesial, desde la base del metacono hasta la crista media, a la cual se une. En la crista media se observa un protocono bajo y grácil. La preprotocrista describe un gran arco que asciende mesialmente hasta unirse con el cóngulo labial, sin embargo, el recorrido de la rama distal de la crista media varía. En MNCN 73191, esta rama se prolonga hacia el lado distal, pero no llega a unirse a este. En MNCN 73192 la rama se curva rápidamente con la crista transversal del metacono, sin prolongarse hacia el

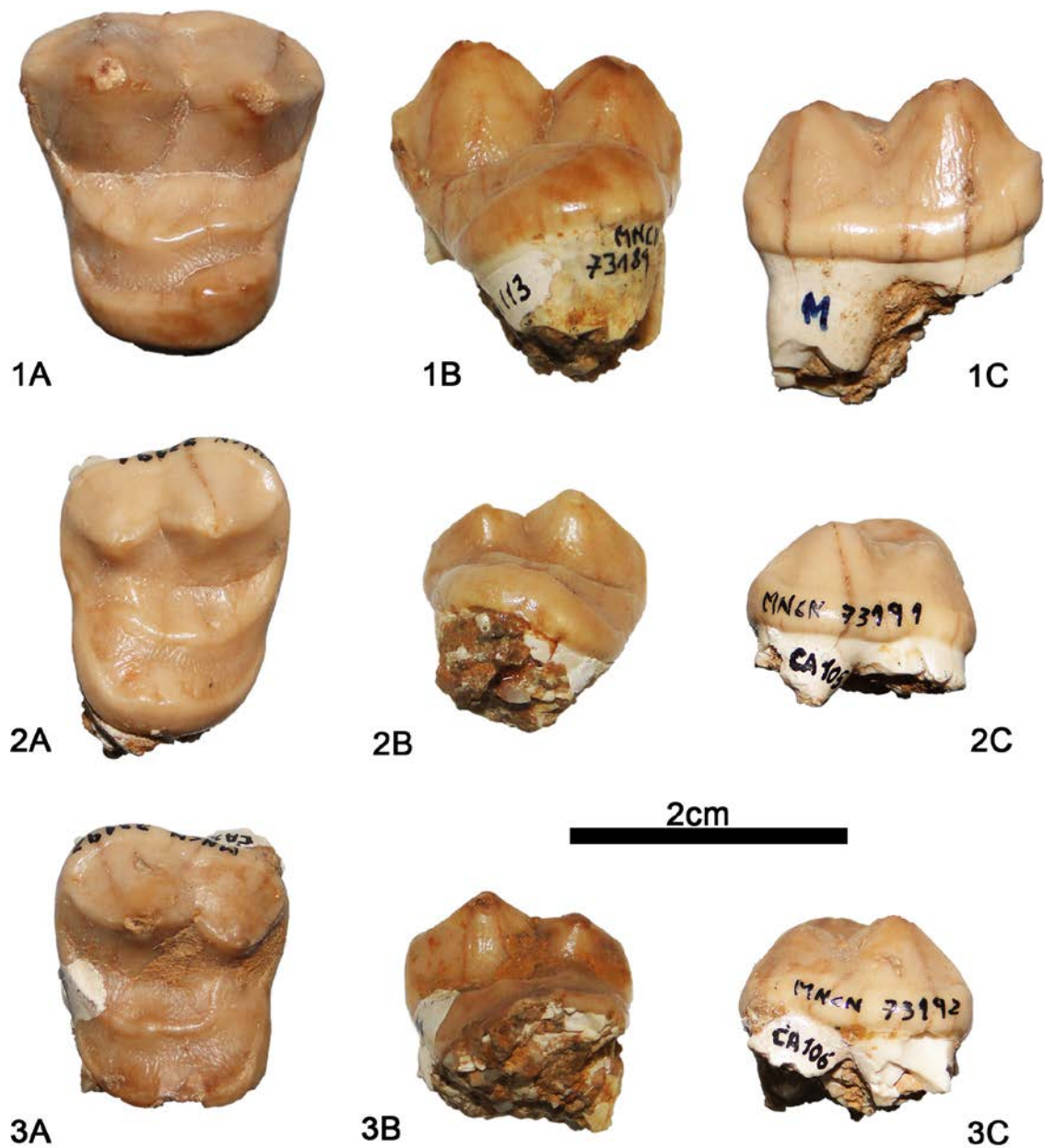


Fig. 85. Dentición superior aislada de Manchones (Zaragoza). 1, MNCN 73189, M1 izquierdo de *Dinocyon*

aff. *mayorali*: **1A**, vista oclusal; **1B**, vista lingual; **1C**, vista labial. **2**, MNCN 73191, M2 derecho de *Dinocyon* aff. *mayorali*: **2A**, vista oclusal; **2B**, vista lingual; **2C**, vista labial. **3**, MNCN 73192, M2 izquierdo de *Dinocyon* aff. *mayorali*: **3A**, vista oclusal; **3B**, vista lingual; **3C**, vista labial.

lado distal del diente. En ambos dientes, la rama distal es grácil. En el lado lingual hay un cóngulo bien definido, que en MNCN 73191 se observa como gana importancia hacia la región distal. En este punto, ambos dientes presentan una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido labial. Bajo la corona, se observan dos raíces labiales, donde la mesial se conserva algo mejor que la distal.

Discusión

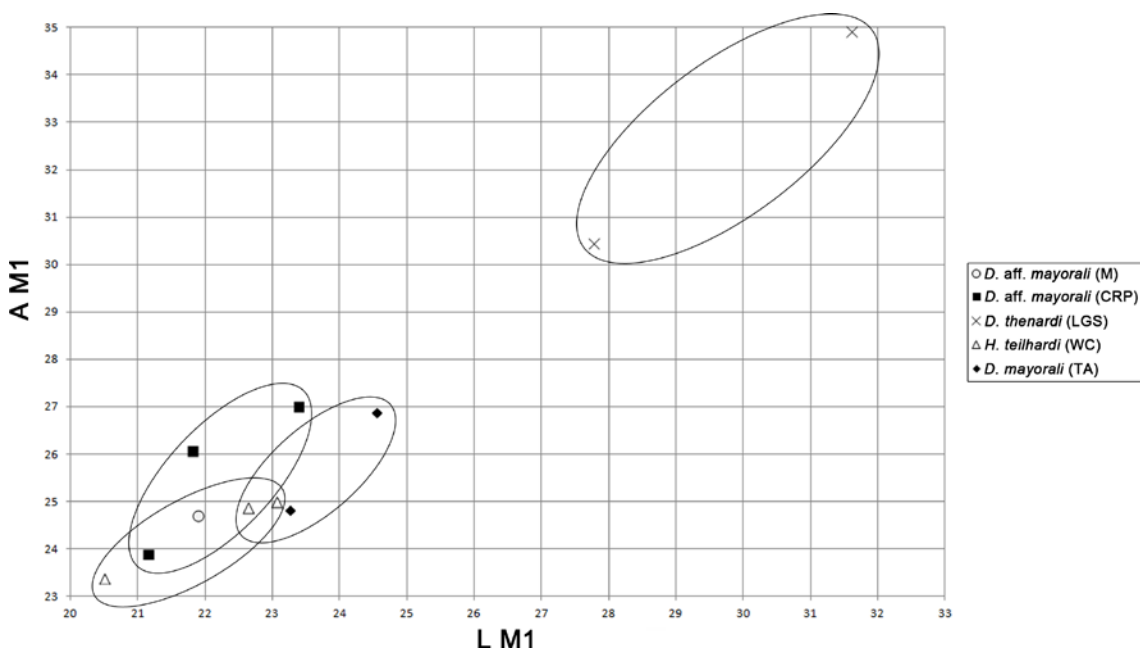
La morfología del M1 y los M2 de Manchones recuerda a la de un hemiciónido, por el importante alargamiento y estrechez de su superficie oclusal. El M1 comparte con *Phoberocyon* el tener un protocono y un metacónulo gráciles, y un lado distal bastante inclinado en sentido mesial. Pero difiere por tener el extremo mesolingual más desarrollado y un metacónulo mucho más bajo. Estos dientes difieren del holotipo de *Plithocyon armagnacensis* de Sansan (MN6) (MNHN.F.Sa 244-246) (Filhol, 1891, Pl. VII y IX; Ginsburg, 1961, Pl. VI) por: el M1 es más subrectangular; el extremo mesolingual del M1 está más desarrollado; el lado mesial del M1 no se inclina de manera continua en sentido distal; el lado distal del M1 está bastante inclinado en sentido mesial y de manera continua; el protocono y el metacónulo del M1 son mucho más gráciles; el metacónulo del M1 es más bajo; y el protocono de los M2 es más bajo y mucho más grácil. El M2 de La Retama (MN5) (MNCN 73197), atribuido a *Plithocyon*, también tiene un protocono más desarrollado que en los estudiados, pero es igual de grácil. Además, presenta un metacónulo muy alto y robusto que no se observa en MNCN 73191 ni en MNCN 73192.

Por otro lado, El M1 se asemeja a los maxilares de *Hemicyon sansaniensis* de Sansan (SAN 347), de Simorre (MN6) (SIM 1995 29) y de Henares 1 (MN6) por: el extremo mesolingual está moderadamente desarrollado; el lado mesolabial está muy inclinado en sentido distal, mientras que la zona mesolingual es prácticamente perpendicular al lado labial; el lado distal está bastante inclinado en sentido mesial y de manera continua; y el protocono es grácil. Pero se diferencia de estos en la menor altura y mayor gracilidad del metacónulo. Los M2 son similares a los de *Phoberocyon* y *Hemicyon*, ya que el protocono es bajo y grácil. La atribución a uno u otro género con un M2 aislado resulta complicada, si no está acompañado del resto de la serie dental superior. El registro euroasiático y americano de *Phoberocyon* se extiende desde la MN2 hasta la MN4-principios de la MN5, y el tamaño de MNCN 73191 y MNCN 73192 es mayor que la dentición asignada a este género.

En el consenso estricto del análisis filogenético de máxima parsimonia hecho en el presente trabajo (ver Fig. 124), los fósiles de Manchones muestran una mayor relación con *Dinocyon thenardi*, *D. mayorali* de Tarazona de Aragón (MN5), *D. aff. mayorali* de Carpetana (MN6), *Hemicyon teilhardi* y la dentición inferior de La Barranca. Los molares de Manchones

comparten con estos taxones: un protocono ó una rama mesial de la crista media del M1 grácil (*D. thenardi*, *D. aff. mayoralis* de Carpetana); un metacónulo muy bajo (*D. thenardi*, *D. mayoralis*); una doble inclinación en el lado mesial del M1 (*D. thenardi*, *D. aff. mayoralis* de Carpetana); y un M2 con el protocono bajo (*D. mayoralis*, CRP 08/17/1721 de *D. aff. mayoralis*), aunque más desarrollado, y una rama distal grácil (CRP 08/17/1721 de *D. aff. mayoralis*).

Los M1 de *D. thenardi* y *D. aff. mayoralis* de Carpetana también son subrectangulares, pero en *D. mayoralis* es más subcuadrado y en *H. teilhardi* puede ser subcuadrado ó subrectangular. El extremo mesolingual del M1 en *D. thenardi*, *D. mayoralis* y *H. teilhardi* está menos desarrollado, mientras que en *D. aff. mayoralis* de Carpetana el desarrollo es similar a MNCN 73189. El lado distal del M1 en *D. mayoralis* está mucho menos inclinado en sentido mesial, mientras que en *D. thenardi*, *D. aff. mayoralis* de Carpetana y *H. teilhardi* recuerdan más al diente de Manchones. En *D. thenardi* el metacónulo del M1 puede ser grácil (MHNL LGR 1144) ó robusto (FSL 5016), y en *D. mayoralis*, *D. aff. mayoralis* de Carpetana y *H. teilhardi* esta cúspide ó la rama distal de la crista media es mucho más robusta que en MNCN 73189. El paracono y metacono de los M2 de *D. mayoralis* se sitúan al mismo nivel, y los lados mesial y distal son mucho más paralelos entre sí, pero la forma arriñonada y el metacono más desplazado hacia la región lingual del diente en *D. aff. mayoralis* de Carpetana y *H. teilhardi* recuerdan más a MNCN 73191 y MNCN 73192. El protocono del M2 en *D. mayoralis* es mucho más robusto, mientras que en el M2 de Carpetana (CRP 08/17/1721) es grácil como en los ejemplares de Manchones. La talla del M1 de Manchones es cercana a la de los dientes de *D. aff. mayoralis* de Carpetana, *D. mayoralis* de Tarazona y *H. teilhardi*, pero el M2 es un poco más pequeño que estas formas (Fig. 86). Los molares de Manchones son gráciles como CRP 08/17/1721 de *D. aff. mayoralis* de Carpetana y los de AMNH FM 26595 de *H. teilhardi*. Teniendo en cuenta la edad, la similitud morfológica con los ejemplares de Carpetana y la situación geográfica, lo más plausible es considerar a los tres dientes estudiados como *Dinocyon aff. mayoralis*.



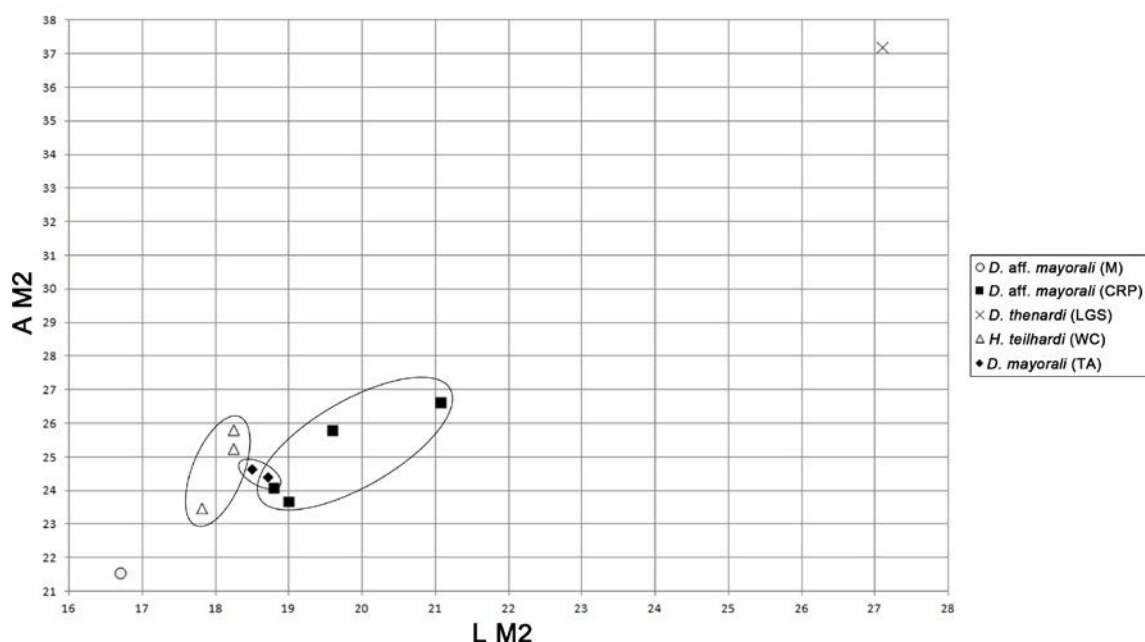


Fig. 86. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de Manchones. Abreviaturas: **CRP**, Carpetana; **LGS**, La Grive-Saint-Alban; **M**, Manchones; **TA**, Tarazona de Aragón; **WC**, Wolf Camp. Medidas empleadas en la Tabla S22 (ver material suplementario).

El escaso desarrollo del metacónido de los m1 (MNCN 73146, MNCN 73147) y la morfología de los m2 (MNCN 73148, MNCN 73149) permiten considerar al material de La Barranca como hemiciónidos. Estos ejemplares recuerdan al holotipo de *Pl. armagnacensis* y a *Phoberocyon*, por la gran altura de las cúspides linguales del talónido en m1 y m2. Pero difieren de *Pl. armagnacensis* por: el hipocónido del m1 es más bajo y grácil; la muralla lingual del m1 y m2 son más bajas; el paracónido del m2 está más desarrollado; el protocónido del m2 es mucho más alto; y el hipocónido del m2 se sitúa en posición más distal. Difieren de *Phoberocyon* por: el hipocónido del m1 es más bajo y ocupa una posición más mesial; la constricción en el lado labial del m1, entre el protocónido y el hipocónido, es mucho más débil; la cuenca el talónido del m1 está inclinada en sentido distal; en el lado lingual del talónido del m1, la cúspide mesial es más alta y más grande que la distal; el paracónido del m2 es más reducido; el hipocónido del m2 ocupa una posición más distal; y la cuenca del talónido del m2 está inclinada en sentido distal.

Si se compara con el holotipo de *Dinocyon thenardi* de La Grive-Saint-Alban (MN7/8) (Filhol 1881, Pl. III, Figs. 4 y 5), el m1 también presenta una cúspide lingual del talónido bastante alta y la cuenca del talónido está inclinada en sentido distal, pero la muralla lingual del talónido es mucho más alta. El m2 de *D. thenardi* tiene un paracónido con un desarrollo similar al de los dientes de La Barranca y con una cuenca del talónido inclinada en sentido distal, pero la muralla lingual del talónido es más alta y en el cierre distal de la cuenca del talónido, la crístida del hipocónido se une con la crístida lingual. Los molares estudiados también se diferencian por tener un extremo distolingual menos desarrollado. Tanto los m1 como los m2 de La Barranca comparten una robustez alta con *D. thenardi*, pero el m3 (MNCN

73150) es más grácil. Además, los dientes de *D. thenardi* son significativamente más grandes (Fig. 45, Tabla 19).

La talla de los m1 de La Barranca es cercana *H. teilhardi* (Fig. 45). Con este taxón comparten una inclinación de la cuenca del talónido en sentido distal, una constricción labial débil y un hipocónido grácil. Pero MNCN 73146 y MNCN 73147 tienen la muralla lingual del talónido más baja. La talla de los m2 de La Barranca es cercana a la de los especímenes de Tarazona de Aragón, Puente de Vallecas (MN5) y *H. teilhardi* (Fig. 45, Tabla 19). Los m2 estudiados también comparten con estas formas, un desarrollo importante del paracónido, además de un hipocónido alto y situado en posición distal. Esta cúspide es robusta como en Tarazona y *H. teilhardi*. La muralla lingual del talónido es baja como en Pte. de Vallecas, el protocónido es alto como en esta localidad y *H. teilhardi*, y la cuenca del talónido se inclina en sentido distal como en el holotipo de *H. teilhardi* (AMNH FM 26594). El cierre distal de la cuenca del talónido que presentan MNCN 73148 y MNCN 73149 es diferente a los molares de Rotondo 3690 y *H. teilhardi*, pero en estos también se observa una proyección distolabial importante y el extremo distolingual está poco desarrollado como en *H. teilhardi*. Los m1 y m2 de La Barranca también son robustos como los ejemplares AMNH FM 26594 y AMNH FM 26596 de *H. teilhardi* y el m2 de *D. mayoralis* de Tarazona, pero el m3 de La Barranca es más grácil que los individuos mencionados de *H. teilhardi*, recordando más a la gracilidad que muestra este molar en AMNH FM 26595, atribuido a este taxón. Debido a la similitud morfológica con el m2 de Pte. de Vallecas, los ejemplares de La Barranca también se han atribuido a *Dinocyon* aff. *mayoralis*.

Taxón (Localidad)	Especímenes	m1	m2	m3	Notas
La Barranca	MNCN 73146	36,27 x 15,47			
La Barranca	MNCN 73147	35,81 x 15,17			
La Barranca	MNCN 73148		24,50 x 15,57		
La Barranca	MNCN 73149		24,55 x 15,02		
La Barranca	MNCN 73150			13,95 x 11,30	
<i>Dinocyon</i> aff. <i>mayoralis</i> (Puente de Vallecas)	Rotondo 3690		23,83 x 15,52		
<i>Dinocyon mayoralis</i> (Tarazona de Aragón)	MPZ 97/600		25,27* x 16,38		
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	MHNL LGR 1385	41,82 x 21,58	33,06 x 21,54	22,61 x 16,16	Holotipo

Tabla 19. Comparación de las dimensiones de la dentición de La Barranca con los ejemplares de los yacimientos de Tarazona de Aragón, Puente de Vallecas y el holotipo de *Dinocyon thenardi*. Medidas en milímetros (longitud x anchura). *Cantidad aproximada.

La morfología del molar de Valdemoros 4A recuerda a la de otros dientes homólogos estudiados, por lo que se ha considerado perteneciente a un hemiciónido. La única cúspide bien conservada es el paracónido, el cual, está más desarrollado que en *Plithocyon* y *Hemicyon*, pero es mucho más reducido que en *Phoberocyon*. Por otro lado, el desarrollo del paracónido y la alta robustez de VM 4A 52 se asemejan bastante a los molares de Tarazona de Aragón, Puente de Vallecas y La Barranca, pero estos tienen una talla significativamente mayor (Tabla 20). El ejemplar estudiado comparte con Puente de Vallecas y La Barranca, la baja altura

de la muralla lingual del talónido y un cierre distal de la cuenca del talónido similar al de Puente de Vallecas. El extremo distolabial está mucho menos proyectado distalmente que en estos dos yacimientos, pero comparte con los de La Barranca un extremo distolingual poco desarrollado. La ligera inclinación mesial de la cuenca del talónido también se observa en Tarazona y Puente de Vallecas, mientras que en La Barranca está inclinada en sentido distal. A pesar del pequeño tamaño de VM 4A 52, se ha clasificado como *Dinocyon* aff. *mayorali* por su similitud morfológica con los ejemplares de las tres localidades comparadas y por la edad de Valdemoros 4A, que es cercana a la de Tarazona de Aragón.

Taxón (Localidad)	Especímenes	m2
Valdemoros 4A	VM 4A 52	18,55 x 11,87
<i>Hemicyon</i> sp. aff. <i>H. sansaniensis</i> (La Barranca)	MNCN 73149	24,55 x 15,02
<i>Hemicyon</i> sp. aff. <i>H. sansaniensis</i> (La Barranca)	MNCN 73148	24,5 x 15,57
<i>Dinocyon mayorali</i> (Tarazona de Aragón)	MPZ 97/600	25,27* x 16,38
<i>Dinocyon</i> aff. <i>mayorali</i> (Puente de Vallecas)	Rotondo 3690	23,83 x 15,52

Tabla 20. Comparación de las dimensiones de VM 4A 52 con los ejemplares de los yacimientos de Tarazona de Aragón, Puente de Vallecas y La Barranca. Medidas en milímetros (longitud x anchura).
*Cantidad aproximada.

Género *Plithocyon* Ginsburg, 1955

***Plithocyon* aff. *armagnacensis* Ginsburg, 1955**

2006-*Plithocyon armagnacensis* Ginsburg. Peigné et al., Figs. 2-3

Yacimiento: Arroyo del Val, Zaragoza

Edad: MN6 (zona local G2, Aragoniense superior, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: MNCN 73141 (AV-501): hemimandíbula derecha. Individuo adulto. Consta de c, p2-m2. MNCN 73142 (AV-500): fragmento de hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de p4-m2. Estos dos especímenes probablemente pertenezcan a un mismo individuo. Medidas realizadas en la Tabla 21.

Descripción

Hemimandíbula (MNCN 73141) (Fig. 87): la rama horizontal es alta, el contorno es curvado y su altura se incrementa hacia la región caudal. El mentón está muy poco desarrollado y se observan varios forámenes mentonianos, uno grande a la altura del extremo mesial del p2, otro importante entre el p3 y el p4, y un tercero muy pequeño a la altura de la parte distal del p4. En el extremo más mesial de la rama horizontal, y justo por debajo de la zona deteriorada, se observa un foramen mucho más pequeño que los otros tres comentados. En la zona caudal destaca una fosa premasetérica, cuyo extremo rostral se extiende aproximadamente hasta el m1, y que pierde importancia con respecto a su extremo caudal. El borde ventral que rodea a esta fosa es bastante grueso. La fosa premasetérica está separada de una fosa masetérica, por una marcada cresta oblicua; la prolongación del eje de esta cresta a la parte media del m3, aproximadamente, indica una mayor invasión de la fosa masetérica en la premasetérica. La fosa masetérica es profunda y en ella inserta el músculo *zygomaticomandibularis*. La rama ascendente está muy deteriorada y en su lado lingual destaca una zona rugosa para el músculo *temporalis superficialis*, que desciende hacia el alveolo del m3. Este último está bastante alejado de la rama ascendente. En la zona más caudal de la rama horizontal destaca un proceso angular, al que le falta parte de su extremo caudal. En su borde ventrorostral se observa una cresta rugosa importante, donde insertan los músculos *masseter*. Por encima de este proceso se conserva la mitad medial de un proceso articular grande, cuya altura se reduce en sentido lateral. Este proceso se sitúa al nivel de la serie dental (p4-m2).

En vista medial, la sínfisis mandibular está muy poco prolongada caudalmente y su superficie es muy rugosa. A la altura del inicio de la rama ascendente hay un foramen mandibular grande y profundo. Bajo éste, y a lo largo del borde ventral de la rama horizontal, se observa una superficie rugosa, amplia y ovalada, que se estrecha hacia su zona rostral y en la que inserta el músculo *digastricus*. El borde ventral de la rama horizontal es estrecho y convexo. Cerca del proceso angular hay otra zona de inserción para el músculo *pterygoideus medialis*. Esta tiene forma de lágrima que se prolonga y estrecha a lo largo del proceso angular. La serie dental carece de p1 y en vista oclusal describe un recorrido sigmoidal.

El c es un diente esbelto y curvado en sentido distolingual. El esmalte de la corona es liso, aunque se conserva la parte más apical de una carena mesolingual. El resto de este lado, así como el ápice y la mayor parte del lado distal están desgastados o tienen el esmalte muy deteriorado.

El p2 y el p3 son elípticos y alargados mesodistalmente, y el p2 es un poco más pequeño. Los extremos mesial y distal de los dos dientes están desgastados, así como el ápice y una pequeña sección de la cara lingual del p2. En ambos, la cara labial está más abombada que la lingual. En el p3 se observa un cingulo lingual bastante desarrollado. En el p2 se conserva una pequeña porción de la crístida distal, mientras que de la cúspide del p3, descienden una crístida mesial, otra distolabial y una tercera distolingual, que contacta con el cingulo. En p3 no hay cúspides distales accesorias. Entre el p2 y el p3 hay un diastema más amplio que el que separa al p3 del p4.

El p4 es mucho grande que los otros dos premolares anteriores. También es alargado, pero su contorno es triangular. El extremo mesial está desgastado y el ápice de la cúspide presenta una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido mesolingual. La cara labial es un poco más abombada que la lingual. En el lado distolabial se observa un cóngulo bien definido, pero menos desarrollado que el que hay en la zona mesial y distal del lado lingual. De la cúspide principal descienden tres crístidas, una mesial mal conservada en su parte basal, otra distal y una tercera distolingual. No hay cúspide distal accesoria.

El m1 es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. El extremo mesial es redondeado y más estrecho que el distal. En el lado labial se observa un cóngulo bien definido en sus extremos mesial y distal. En el trigónido, el protocónido es la cúspide más grande y más alta, seguido del paracónido y el metacónido. Del ápice del protocónido descienden dos crístidas, una mesial que se conserva en la parte más apical y otra distal que contacta con la crístida mesial del metacónido en una hendidura pequeña. El paracónido tiene una crístida mesial más reducida que la distal, y esta última culmina en una hendidura profunda que separa a esta cúspide del protocónido. El lado mesial del paracónido está inclinado en sentido distal, mientras que la cúspide apunta en sentido opuesto. En vista oclusal, el paracónido está un poco girado en sentido lingual, formando un recorrido sigmoidal con el protocónido, el metacónido y las cúspides linguales del talónido. En la mayor parte del lado labial del protocónido y en la zona distolabial del paracónido destaca una faceta de desgaste grande que llega hasta el cóngulo, a la altura de la ladera distal del paracónido. El metacónido está bastante desarrollado, poco individualizado del protocónido y ocupa una posición distal, con respecto este último. En la ladera distal del metacónido se observa una segunda crístida pequeña, que se continúa con la crístida lingual del talónido. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=20,22$ mm; $L_{tal}=9,5$ mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido muy robusto, que ocupa gran parte de la cuenca del talónido. En su ápice presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido mesolabial. En el lado labial de esta cúspide se observa otra faceta de desgaste grande que llega hasta el cóngulo. La constricción en el lado labial, entre el protocónido y el hipocónido, es muy débil. La muralla lingual es alta y sobre ella hay dos cúspides altas, donde la mesial es más grande y seguramente más alta que la distal, pero esta última está deteriorada. La cuenca del talónido es somera y está inclinada en sentido distal. Está cerrada distalmente por la unión de la crístida distal del hipocónido con la crístida lingual del talónido.

El m2 es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. El lado labial está mucho más tendido que el lado lingual y en su zona distal se observa un cóngulo bien definido, y poco proyectado en el extremo distal de la corona. En este punto, el cóngulo está afectado por una faceta de desgaste grande que recorre el extremo distolabial del diente. El protocónido presenta una faceta de desgaste inclinada en sentido distolabial. Esta es un poco más pequeña que la faceta del metacónido, la cual, se inclina en sentido mesolingual. En el lado mesolabial del protocónido destaca otra faceta de desgaste importante, que se extiende hasta la base de la corona. El protocónido es más grande que el metacónido. La cuenca del trigónido es profunda y se estrecha considerablemente hacia su extremo mesial. La crístida que rodea a la cuenca está muy desgastada en su zona lingual y bastante deteriorada en la labial. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido robusto, con una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido mesolabial, a lo largo de su crista mesial y el ápice. Esta faceta se continúa

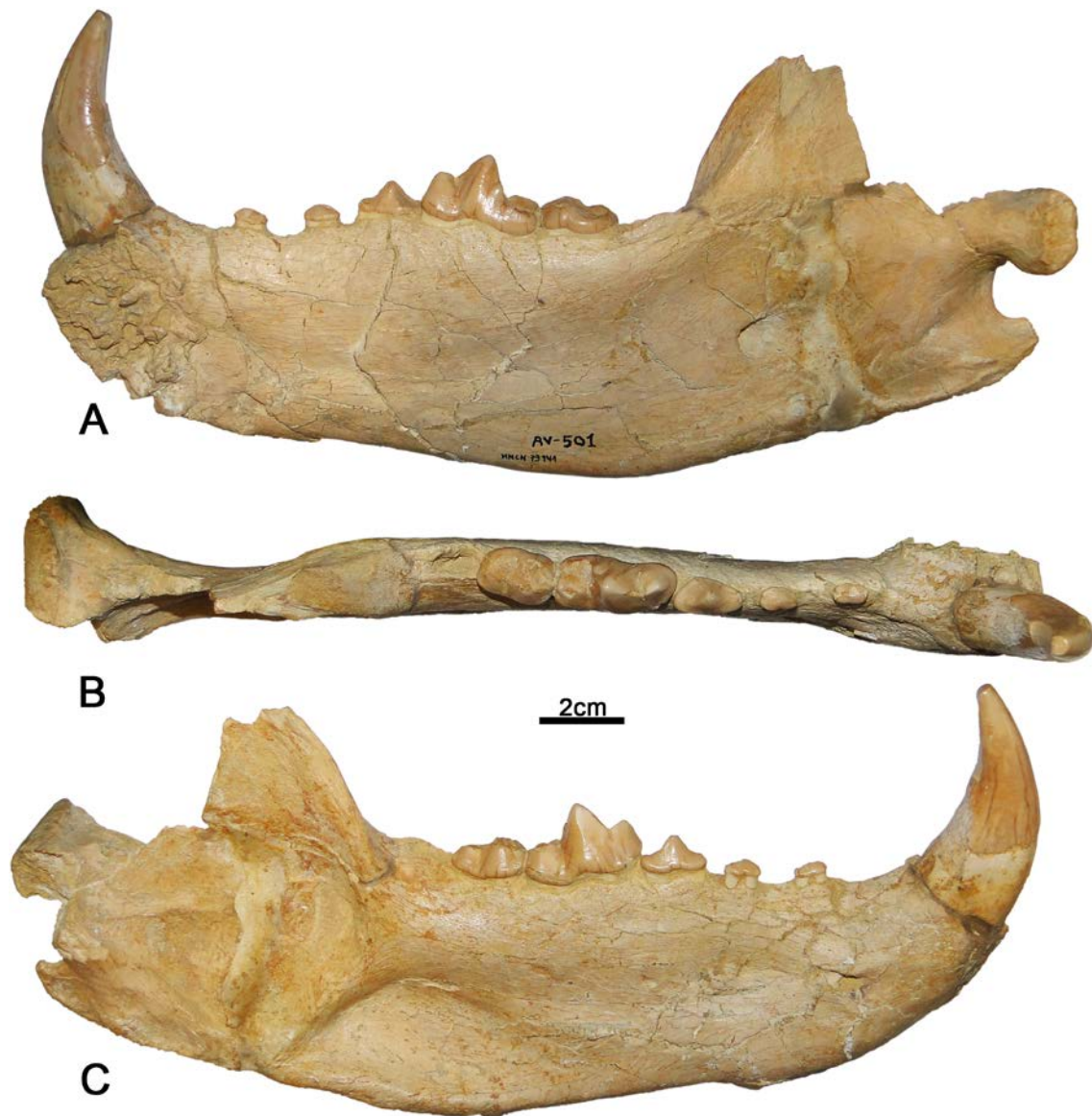


Fig. 87. MNCN 73141, hemimandíbula derecha de *Plithocyon* aff. *armagnacensis* de Arroyo del Val (Zaragoza): **A**, vista lingual; **B**, vista oclusal; **C**, vista labial.

con otra más grande, por todo el lado mesolabial de la cúspide. La muralla lingual es alta y en ella no se distingue ninguna cúspide. La cuenca del talónido es somera y se inclina en sentido mesial. Está cerrada distalmente, por la unión de la crístida distal del hipocónido y la crístida lingual del talónido.

Fragmento de hemimandíbula (MNCN 73142) (Fig. 88): la rama horizontal es alta y su borde ventral es estrecho y convexo. En la región laterocaudal destaca una fosa premasetérica que se extiende, aproximadamente, hasta el m1, su desarrollo aumenta hacia el m3 y el borde ventral que la rodea es bastante grueso. Esta fosa está separada de una profunda fosa masetérica, por una cresta oblicua importante. Como en MNCN 73141, la prolongación del eje de esta cresta a la parte media del m3, indica una mayor invasión de la fosa masetérica a la fosa

premasetérica. Lo que queda de la rama ascendente, está peor conservado que en la otra hemimandíbula y está alejada del alveolo del m3. El alveolo del m3 está menos deteriorado y bastante más inclinado en sentido mesial, que en MNCN 73141. En este puede verse un alveolo mesial y otro distal separados, por lo que seguramente las raíces no estarían fusionadas. En vista medial y a lo largo del borde ventrocaudal de la rama horizontal, se observa la zona de inserción para el músculo *digastricus*, que está peor conservada que en MNCN 73141 y se extiende, al menos, hasta el talónido de m2. Cerca se conserva la parte más rostral de la zona de inserción para el músculo *pterygoideus medialis*.

El p4 es alargado mesodistalmente y su contorno es triangular. La cara labial es algo abombada, mientras que la cara lingual es más cóncava o aplanada. La zona distolabial está deteriorada y en ella se conserva parte de un cíngulo bien definido. En el lado mesolingual la corona está rota y en los extremos mesial y distal se observa un cíngulo importante y bien definido. El ápice de la cúspide principal está bien conservado, a diferencia de MNCN 73141, y de él descienden también tres crístidas, una mesial, otra distal y una tercera distolingual. La parte mesial del diente muestra una diaclasa, que genera un ligero desplazamiento labial de la porción mesial del diente. No hay cúspides accesorias.

El m1 es alargado y elíptico mesodistalmente. El extremo mesial es estrecho y redondeado, mientras que el distal es más ancho y aplanado, y está un poco inclinado en sentido distal. El lado labial está más deteriorado que el lingual y en su zona distal se observa un cíngulo poco proyectado distalmente. El protocónido es la cúspide más grande, seguida del paracónido y el metacónido. El ápice del protocónido se conserva peor que en MNCN 73141 y de él descienden dos crístidas. Una mesial que también está deteriorada hacia la base y otra distal que contacta en una hendidura pequeña con la crístida mesial del metacónido. A diferencia del diente derecho, el lado distal del paracónido presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolingual. Su ladera mesial está inclinada distalmente, mientras que la cúspide apunta en sentido mesial. En vista oclusal, el paracónido tiene una ligera torsión hacia el lado lingual, describiendo un recorrido sigmoidal con el resto de cúspides del trigónido y del lado lingual del talónido. El paracónido y el protocónido están separados por una hendidura profunda. La mayor parte del lado labial del protocónido y la zona distolabial del paracónido presentan unas facetas de desgaste grandes que, como en el diente opuesto, llegan hasta la base de la corona a la altura de la ladera distal del paracónido. El metacónido está bastante desarrollado, poco individualizado del protocónido y ocupa una posición distal, con respecto a este último. En la ladera distal del metacónido se observa una segunda crístida pequeña. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=19,78$ mm; $L_{tal}=10,89$ mm). En el lado labial del talónido hay un hipocónido bastante alto y robusto, que ocupa gran parte de la cuenca del talónido. Su ápice presenta una faceta de desgaste un poco más pequeña que en MNCN 73141 y está inclinada en sentido distolabial. En el lado labial de esta cúspide se observa otra faceta de desgaste grande, que llega hasta el cíngulo. La constricción en el lado labial, entre el protocónido y el hipocónido, es muy débil. La muralla lingual es alta y en ella se observan dos cúspides altas, donde la mesial es más grande y más alta que la distal. La cuenca del talónido es somera y está inclinada en sentido distal. Está cerrada distalmente por la unión de la crístida distal del hipocónido y la crístida lingual.

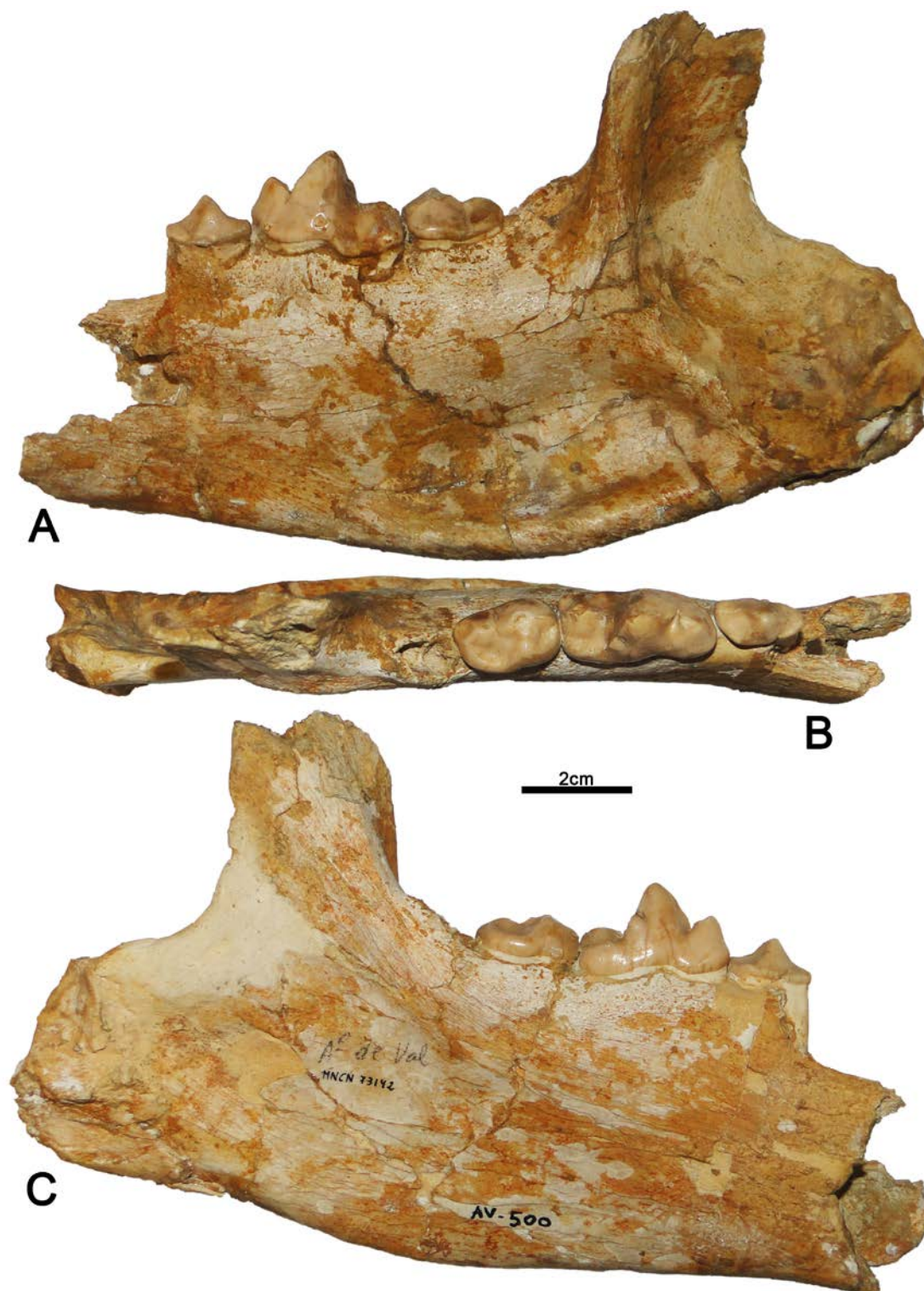


Fig. 88. MNCN 73142, fragmento de hemimandíbula izquierda de *Plithocyon* aff. *armagnacensis* de Arroyo del Val (Zaragoza): **A**, vista labial; **B**, vista oclusal; **C**, vista lingual.

El m2 es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. El lado labial está mucho más tendido que el lingual. El protocónido presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolabial, mientras que el metacónido está intacto y un poco desplazado distalmente,

con respecto al primero. En el lado mesolabial del protocónido hay una faceta de desgaste grande que se extiende hasta la base de la corona. El protocónido es más grande que el metacónido. La crístida lingual del protocónido y la labial del metacónido contactan en una hendidura central. Esto divide al diente en una cuenca mesial profunda y en otra distal más somera. El cierre mesial de la cuenca del trigónido es un poco más amplio que en MNCN 73141. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido robusto, cuyo ápice y crístida mesial muestran una faceta de desgaste pequeña e inclinda en sentido mesolabial. Esta se continúa con otra faceta mucho más importante en la zona mesolabial del hipocónido. La parte distolabial de esta cúspide también está desgastada. La cuenca del talónido es somera y se inclina en sentido mesial. Está cerrada distalmente por la unión de la crístida distal del hipocónido y la crístida lingual del talónido. La muralla lingual es alta y en ella no se ha observado ninguna cúspide.

Especímenes	c	p2	p3	p4	m1	m2				
MNCN 73141 (d)	21,92* x 15,49*	8,07* x 4,75	8,82* x 5,47	16,04* x 8,82	28,61 x 13,80	17,98 x 12,23				
(h = > 37,50)										
MNCN 73142 (i)	15,94 x 8,74* 27,47 x 13,18 18,74 x 12,23									

Especímenes	Hcd	Hmdp2	Hmdp4	Hmdm1	Hmdm2	Hmdm3	L	LCm3	LSD	LSM
MNCN 73141	20,22	50,49	56,57	58,65	61,05	69,35*	239,8	120,78	71,16	55,71
MNCN 73142			52,24	54,27	59,14	69,41*			70,26*	54,36*

Tabla 21. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición inferior y de las hemimandíbulas de Hemicyonidae del yacimiento de Arroyo del Val. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **h**, altura; **i**, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

Discusión

La presencia de una fosa premasetérica en este individuo, permite considerarlo como un hemiciónido y su extensión rostral hasta el m1, difiere de la hemimandíbula tipo de *Phoberocyon aurelianensis* de Sables de l'Orléanais (MN4), la cual, sólo se extiende hasta el m2. También se diferencia de *Phoberocyon* por: la ausencia de una cúspide distal accesoria en los premolares; la presencia de una crístida distolingual en p4; el hipocónido de m1 es más robusto; la constricción en el lado labial del m1, entre el protocónido y el hipocónido, es mucho más débil; la muralla lingual del talónido de m1 es más alta; las cúspides linguales del talónido también son altas, pero en Arroyo del Val el entocónido es más grande y más alto que el entoconúlido; y la cuenca del talónido de m1 se inclina en sentido distal. Aunque la crístida mesolingual de la cuenca del trigónido del m2 se conserva mal, la ladera mesial del metacónido desciende de manera continua, a diferencia de la interrupción que tiene en *Phoberocyon* por el paracónido hiperdesarrollado que caracteriza al género.

Por otro lado, la morfología de la hemimandíbula y de la dentición recuerdan bastante al holotipo de *Plithocyon armagnacensis* de Sansan (MN6) de acuerdo a los siguientes caracteres: la fosa premasetérica se extiende rostralmente hasta el m1; el proceso articular se encuentra al nivel de la serie dental p4-m2; el borde ventral de la rama horizontal es estrecho y convexo; la dentición es grácil; los premolares inferiores carecen de cúspide distal accesoria;

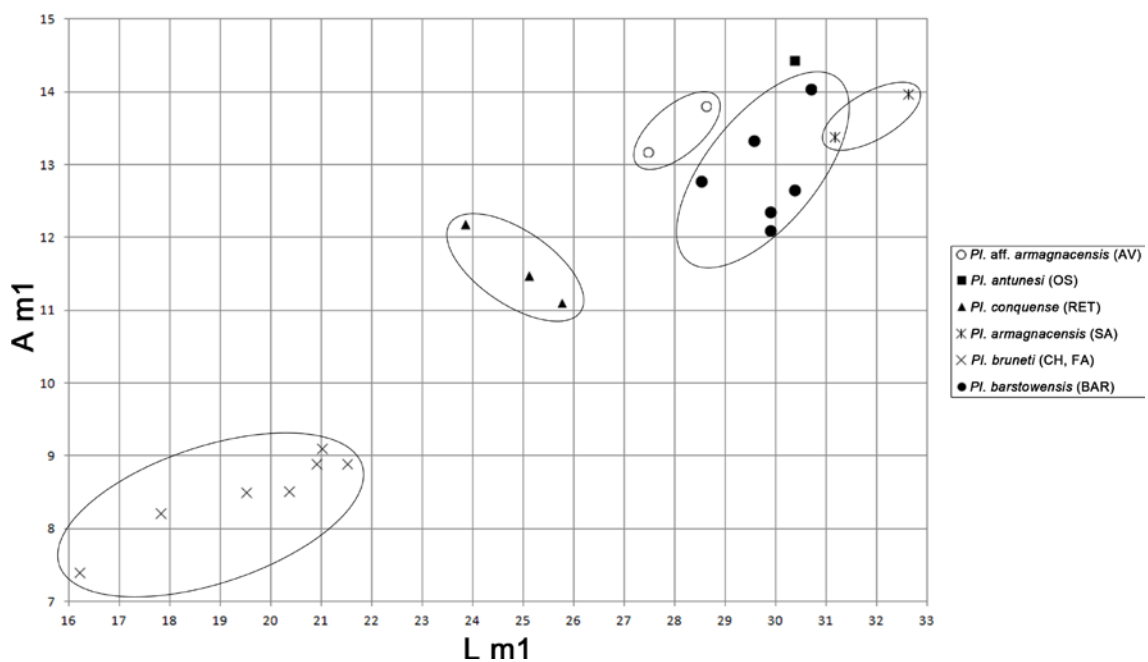
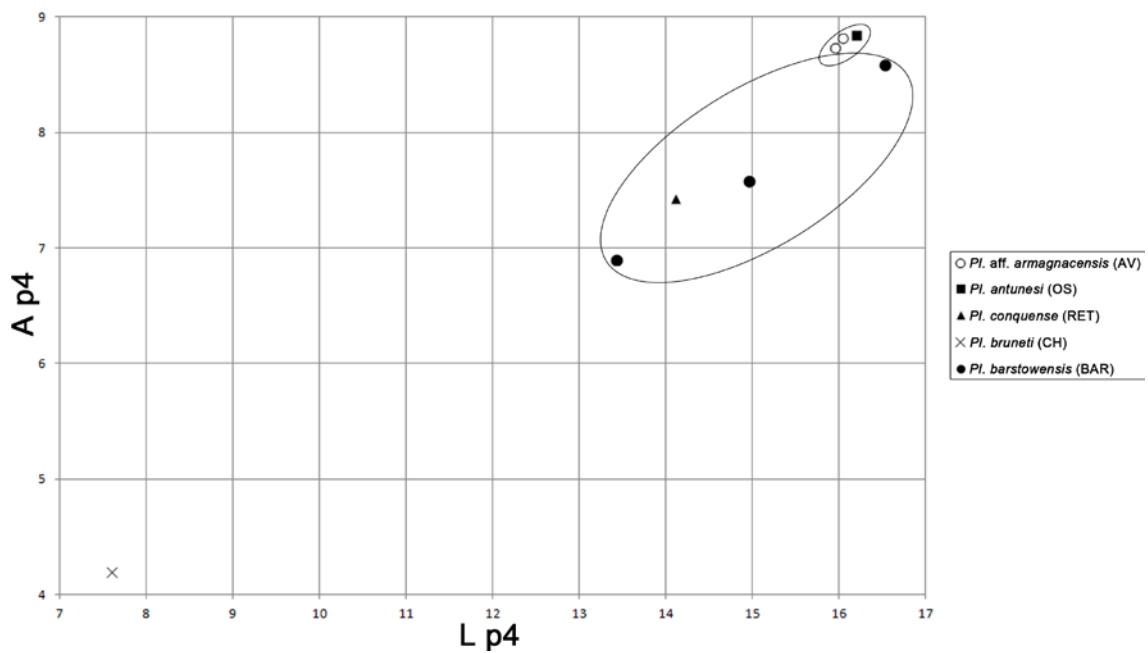
el hipocónido de m1 es alto y robusto; la constricción labial del m1, entre el protocónido y el hipocónido, es muy débil; la muralla lingual del talónido de m1 es alta; las cúspides linguales del talónido del m1 son altas, y el entocónido es más grande y más alto que el entoconúlido; la cuenca del talónido de m1 se inclina en sentido distal; el hipocónido de m2 es robusto; la muralla lingual del talónido de m2 es alta; y el lado lingual del m2 está muy poco desarrollado, generando un estrechamiento importante del talónido. Las tallas de los m1 y m2 de Arroyo del Val también son cercanas a las de los dientes homólogos de este taxón (Fig. 89). Sin embargo, el individuo estudiado presenta algunas diferencias con el holotipo de Sansan: la rama horizontal de la mandíbula es más alta; la proyección rostral del eje de la cresta de separación entre la fosa masetérica y la premasetérica se dirige hacia el m3 y no hacia el m2, indicando una menor invasión de la fosa masetérica en la premasetérica; la fosa premasetérica está mucho menos desarrollada a la altura del m1; carece de p1 en el lado derecho; el metacónido de m1 está menos individualizado del protocónido; el talónido de m1 está mucho más acortado; el m2 carece de cúspides linguales en el talónido y la cuenca del talónido se inclina en sentido mesial.

Las hemimandíbulas del holotipo de *Pl. armagnacensis* desgraciadamente no conservan sus p4, pero sí en otros ejemplares atribuidos a este género como en MNCN 73200 de La Retama (MN5), en el holotipo de *Pl. antunesi* de Olival da Suzana (MN5, Vb) y en *Pl. barstowensis* de Barstow (MN5). En estos, el p4 también tiene un contorno triangular y presenta una crístida distolingual. En Olival da Suzana este diente carece de una cúspide distal accesoria, mientras que en algún ejemplar de *Pl. barstowensis* (ej; AMNH FM 20813) y en MNCN 73200 se observa una pequeña cúspide vestigial. La talla del p4 de MNCN 73141 y MNCN 73142 es muy cercana a la hemimandíbula de Olival da Suzana (Fig. 89), pero esta tiene una rama horizontal mucho más alta en la región caudal y con una fosa premasetérica hiperdesarrollada. Su dentición es más robusta que en Arroyo del Val, presenta un alveolo para el p1 y los molares difieren de los estudiados en: las cúspides linguales del talónido de m1 y m2 están más desarrolladas; el talónido de m1 es más largo; el lado lingual del talónido de m2 está más desarrollado y la región distal está mucho más ensanchada; la cuenca del talónido de m2 se inclina en sentido distal; y la diferencia de tamaño entre los m2 de ambas localidades es mayor que entre los m1 (Fig. 89).

En *Pl. barstowensis* la rama horizontal de las mandíbulas es más baja y conservan el p1. Los molares de Arroyo del Val se diferencian por: el metacónido de m1 está menos individualizado del protocónido que (ej; AMNH FM 20810, AMNH FM 20819, AMNH FM 20820); las cúspides linguales del talónido de m1 están menos desarrolladas que (ej; AMNH FM 20810, AMNH FM 20813, AMNH FM 20815a, AMNH FM 20819, AMNH FM 20820); el hipocónido de m1 es más robusto que (ej; AMNH FM 20810, AMNH FM 20820); el talónido de m1 está más acortado que (ej; AMNH FM 20810, AMNH FM 20819, AMNH FM 20820); y los m2 de AMNH FM 20810 presentan unas cúspides linguales del talónido importantes.

Los ejemplares de La Retama (MNCN 73196, MNCN 73200) tienen una rama horizontal de la hemimandíbula más baja, la fosa premasetérica de MNCN 73200 está más desarrollada a la altura del m1, MNCN 73196 conserva el p1 y MNCN 73200 no tiene diastema entre el p3 y p4. La dentición de MNCN 73196 es más robusta que en MNCN 73200, que en el m1 (MNCN 73198) de esta misma localidad y que en Arroyo del Val. Los molares de estos tres ejemplares

de La Retama se diferencian de los de Arroyo del Val por: el metacónido de MNCN 73198 está más individualizado del protocónido; la constricción labial entre el protocónido y el hipocónido del m1 de MNCN 73196 es más importante; las cúspides linguales del talónido de m1 están más desarrolladas; el talónido de m1 es más alargado; y el lado lingual del talónido del m2 de MNCN 73196 está más desarrollado y su región distal es más ancha. Teniendo en cuenta la edad de Arroyo del Val, y la mayor similitud en la morfología de las hemimandíbulas y de la dentición con el holotipo de *Pl. armagnacensis*, MNCN 73141 y MNCN 73142 se han considerado como *Plithocyon* aff. *armagnacensis*.



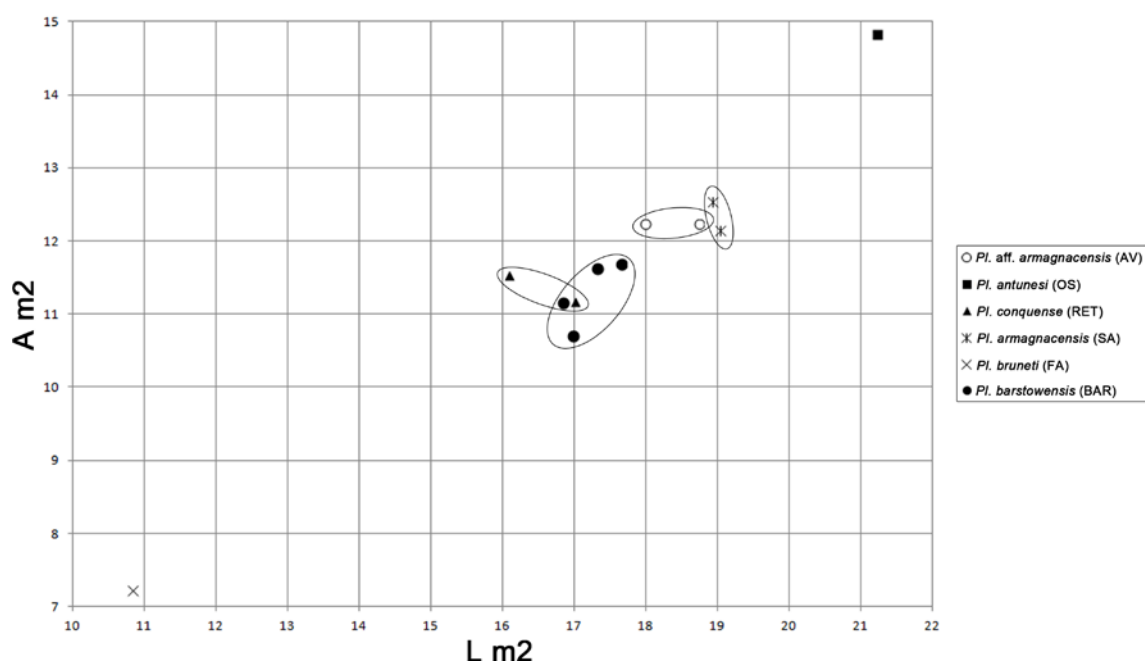


Fig. 89. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Arroyo del Val. Abreviaturas: **AV**, Arroyo del Val; **BAR**, Barstow; **CH**, Chitenay; **FA**, Faluns d'Anjou; **OS**, Olival da Suzana; **RET**, La Retama; **SA**, Sansan. Medidas empleadas en la Tabla S23 (ver material suplementario).

Hemicyonidae indet.

Yacimiento: El Terrero, Zaragoza

Edad: MN5 (zona local Dc, Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición superior aislada: fragmento de M1: MNCN 73969 (izdo.).

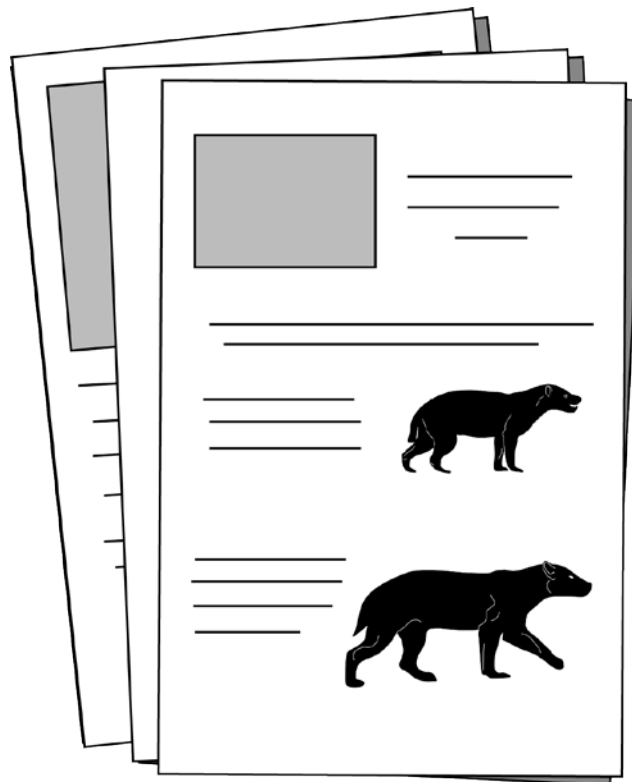
Descripción

M1 (MNCN 73969) (Fig. 81.4): en este ejemplar sólo se conserva la parte media y lingual. En la rama mesial de la crista media hay una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido mesolabial, y otra distal mucho más grande e inclinada distolingualmente. La rama mesial de esta crista forma un arco grande que asciende hacia la región mesolabial. El lado distal de la corona se conserva mejor que el mesial y en él se observa parte de la faceta para el M2. A lo largo del lado lingual hay un cóngulo importante, cuyo espesor se incrementa considerablemente hacia la región distal. En este punto destaca una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolingual. Bajo la corona se conserva bien una raíz lingual bastante grande.

Discusión

La morfología de este fragmento de diente es similar a la de un cánido o un amphiciónido, pero en éstos la superficie oclusal es mucho más acortada mesodistalmente. Por el contrario, este rasgo es común en dientes homólogos de hemiciónidos. Debido a su mal estado de conservación, no es posible precisar más dentro de este grupo, por lo que se ha clasificado como Hemicyonidae indet.

Material Suplementario



Taxón (Localidad)	Especímenes	P4	M1	M2	Notas	Referencias
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 73194		17,77 x 20,15	12,95 x 18,75	Holotipo	
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74505	23,15 x 14,24		13,82 x 19,47		
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74529	22,95 x 13,95				
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74523	22,98 x 14,91				
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74526	20,67 x 13,43				
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74506		20,64 x 22,98	14,03 x 20,58		
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74521		17,43 x 19,81			
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74522		15,03 x 18,15			
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74527		19,56 x 21,31			
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74528		19,09 x 22,75			
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74518			11,6 x 16,48		
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74519			11,91 x 16,49		
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74520			12,05 x 16,47		
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Faluns d' Anjou)	M 4011		15,5 x 16,8			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon hispanicus</i> (Faluns d' Anjou)	N 3065			11,1 x 16,8		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Wintershof-West)	1937 II 13568	27 x 15,7			Holotipo	Dehm (1950)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Wintershof-West)	1937 II 13569			16,2 x 23,2		Dehm (1950)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 3975	26,4 x 17,5				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 3552			12,8 x 20		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	M 3861			14,2 x 21,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Pho. aurelianensis</i> (Chilleurs-aux-Bois)	Bale S.O. 2457	25,7 x 17,4				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon youngi</i> (Shanwang)	V8116	23,8 x 14,9		15,4 x 20,7		Qiu et al. (1986)
<i>Phoberocyon youngi</i> (Shanwang)	SV 750352-4	26,3 x 17,3	20,7 x 24,7	15,9 x 21,6		Qiu et al. (1986)

S17. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Ramblar 3B.

Taxón (Localidad)	Especímenes	p4	m1	m2	Notas	Referencias
<i>Phobrocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74538	14,15 x 6,97				
<i>Phobrocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74509		28,54 x 12,14			
<i>Phobrocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74510		26,3 x 10,39			
<i>Phobrocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74514		27 x 12,13			
<i>Phobrocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74515		23,65 x 9,33			
<i>Phobrocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74507			17,56 x 12,04		
<i>Phobrocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74530			16,41 x 10,99		
<i>Phobrocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74532			16,21 x 10,72		
<i>Phobrocyon hispanicus</i> (Loranca Arenas)	MNCN 74536			16,95 x 10,92		
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Wintershof-West)	1937 II 13566		29,8 x 11,4			Dehm (1950)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Burgdorf)	s/n		29 x 11,4			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 423		28,3 x 12			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	MD 37		24 x 10,2			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	M 4102			15,6 x 9,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 428			17,1 x 10,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 422			14,2 x 9,6		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	M 3701			16,3 x 10,8		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon dehmi</i> (Faluns d' Anjou)	M 4192			15 x 10		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon aurelianensis</i> (Sables de l'Orléanais)	s/n	17 x 19,3	34,6 x 13,9		Holotipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon aurelianensis</i> (Neuville-aux-Bois)	Mus. Hist. Nat., Paris, No. 228		35,8 x 13,5	22 x 13,6		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon aurelianensis</i> (Daubéze)	Fac Sc. Lyon, 1773	17,8 x 9,6				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon aurelianensis</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 1687	16 x 8,2				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon aurelianensis</i> (Faluns d' Anjou)	M 5066		34,1 x 13,5	20,4 x 14,1		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Phoberocyon johnhenryi</i> (Thomas Farm)	AMNH F: AM 98608	16,77 x 7,98	31,71 x 13,12	18,98 x 12,74		
<i>Phoberocyon johnhenryi</i> (Thomas Farm)	AMNH FM 98607	18,02 x 9,48	33,33 x 14,43	20,67 x 14,74	Holotipo	
<i>Phoberocyon youngi</i> (Shanwang)	V6188	18 x 10	33,3 x 13,2	19 x 12,1		Qiu et al. (1986)
<i>Phoberocyon youngi</i> (Shanwang)	SV 750353	17,6 x 10				Qiu et al. (1986)
<i>Phoberocyon youngi</i> (Shanwang)	SV 750354		34,3 x 15			Qiu et al. (1986)
<i>Phoberocyon youngi</i> (Shanwang)	V8116			18,8 x 11		Qiu et al. (1986)
<i>Phoberocyon akhmetievi</i> (Aktau Mountains)	KE-Akt95-II-2	19,5 x 10,8	30,8 x 11	22 x 14	Holotipo	Kordikova et al. (2000)

S18. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Ramblar 3B.

Taxón (Localidad)	Especímenes	P4	M1	M2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 242	26,9 x 16,1				Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (¿Sansan?)	Musée de Toulouse	29 x 18,3	24,8 x 26,1	22 x 27,3		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Musée de Toulouse		25,1 x 27,5	21,5 x 26,8		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 328	26,1 x 15,4				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 329		24,2 x 27			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 330			19,6 x 24,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SML 362			20,2 x 22,85		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SEP 149			21,2 x 13,8		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 6412	14,35 x 10,1	12,6 x 14,5	10,9 x 12	Holotipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 3861		14,2 x 16,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Tavers)	s/n	23,2 x 14,3				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 3553	18,7 x 11,35				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	M 3391g	18,3 x 10,9				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	M 4970	17,2 x 10,9				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	MD13		17,8 x 18,4			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	s/n			14,5 x 18,3		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bézian)	Be 7402			17,5 x 21,8		Ginsburg y Bulot, 1982
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pellicahus)	LRM 786		7,8 x 9,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pellicahus)	Coll. Bulot			15,5 x 9,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n	20,8 x 13,35				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n		17 x 18,75			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n		17,2 x 18,15			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n			13,2 x 15,2		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Vieux-Collonges)	Mus. Lyon MC 335	19 x 11,8				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Vieux-Collonges)	Musée de Chalon		16,7 x 18,7			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Vieux-Collonges)	MC 233			12,9 x 16		Mein (1958)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Engelswies)	Nr. 15154a,b	20 x 17	15 x 21			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bunoi)	MCN BSC 4		17,12 x 19,11	12,06 x 18,12		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bunoi)	MCN Bn 51		17,8 x 18,51			
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bunoi)	MCN PaN 596a		18,56 x 19,82			
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bunoi)	MCN BC 29			15,5 x 19,35		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bunoi)	MCN BC 30			14,7 x 17,97		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bunoi)	MCN BSC 31			13,27 x 15,59		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bunoi)	MCN LO 13			15,89 x 20,16		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bunoi)	MCN LO 14			16,01 x 20,21		

S19. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Artesilla.

Taxón (Localidad)	Especímenes	m1	m2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 226	33 x 13		Holotipo	Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 229	35,4 x 14,4			Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 13.972	38,1 x 14,8			Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Ss. 89	34,5 x 13,6			Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (¿Sansan?)	Musée de Toulouse	37,2 x 15,6			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 231		20,6 x 14		Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Ss 151		20,3 x 13,5		Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SEP.54	30 x 13	20,7 x 14		Ginsburg y Morales (1998)
<i>H. sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Coll. Guével	28,7 x 12,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>H. sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 5111	28,3 x 11,9			Ginsburg y Morales (1998)
<i>H. sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4219	28 x 12,5			Ginsburg y Morales (1998)
<i>H. sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 42		20,6 x 14		Ginsburg y Morales (1998)
<i>H. sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Fs 439		19,3 x 12,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>H. sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 3974a		19 x 11,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>H. sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 3974b		22,5 x 14,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>H. sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4807		19,1 x 12,6		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pont-Levoy)	No. 969	25,05 x 10,77	15,41 x 11,17	Holotipo	
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pont-Levoy)	Muséum Paris FP 2640	25,1 x 11,2	15,9 x 11,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pont-Levoy)	Muséum Paris FP 2282		15,6 x 10,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Tavers)	s/n	26,5 x 11,9			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Baigneaux)	Bale S.O. 6728	26 x 12,2	17,5 x 11,2		Kuss (1964)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bézian)	Be 8101	25,2 x 11,2			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bézian)	Be 8202	24,4 x 10,85			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n	24,7 x 10,4	16 x 10,6		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal-du-Gers)	s/n	24,1 x 10,45	15,65 x 11,15		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Buñol)	MCN BSC 6	29,62 x 12,63			
<i>Hemicyon stehlini</i> (Buñol)	MCN Bn 96a		14,07 x 10,44		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Buñol)	MCN PaN 596b		17,68 x 12,23		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Buñol)	MCN PaN 715		19,19 x 13,66		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	Sa 244-256		20,2 x 12,7	Holotipo	Peigné (2012)
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	Sa 258-264		19 x 12,8		Peigné (2012)

S20. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Artesilla.

Taxón (Localidad)	Especímenes	P4	M1	M2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16503	19,39 x 12,84	15,86 x 18,18	13,69 x 17,19		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Buñol)	MCN BSC4		17,12 x 19,11	12,06 x 18,12		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Buñol)	MCN Bn51		17,8 x 18,51			
<i>Hemicyon stehlini</i> (Buñol)	MCN PaN 596a		18,56 x 19,82			
<i>Hemicyon stehlini</i> (Buñol)	MCN BC 29			15,5 x 19,35		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Buñol)	MCN BC 30			14,7 x 17,97		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Buñol)	MCN BSC 31			13,27 x 15,59		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Buñol)	MCN LO 13			15,89 x 20,16		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Buñol)	MCN LO 14			16,01 x 20,21		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Ota da Barbacena)	s/n		19,39 x 19,72			
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 6412	14,35 x 10,1	12,6 x 14,5	10,9 x 12	Holotipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 4920		12,8 x 13,5			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 4401		12,9 x 14,5			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 3222		13 x 14,9			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 3861		14,2 x 16,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 3339c		14,2 x 16,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	M 4220			11,2 x 12,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 242	26,1 x 16,3				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (¿Sansan?)	Musée de Toulouse	29 x 18,3	24,8 x 26,1	22 x 27,3		Ginsburg y Morales (1998)

S21. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de El Terrero.

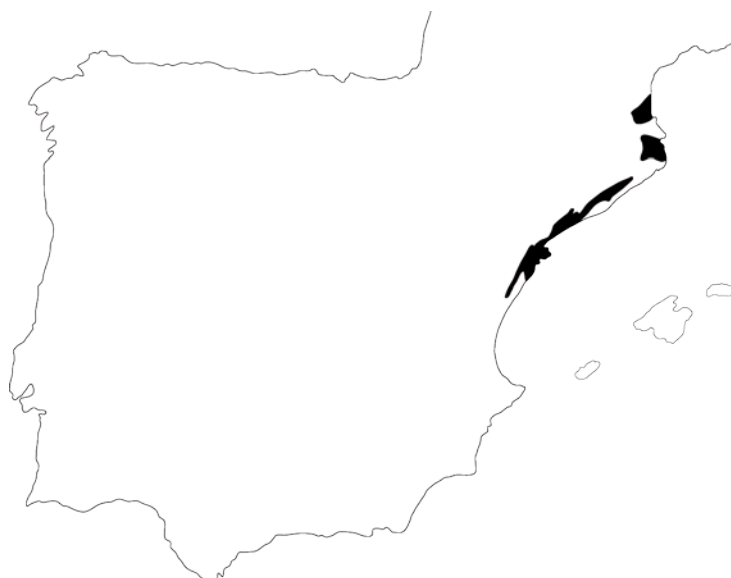
Taxón (Localidad)	Especímenes	M1	M2	Notas	Referencias
<i>Dinocyon mayoralii</i> (Tarazona de Aragón)	MPZ 2000/3569 (i)	24,56 x 26,88	18,72 x 24,42	Holotipo	
<i>Dinocyon mayoralii</i> (Tarazona de Aragón)	MPZ 2000/3569 (d)	23,26 x 24,80	18,49 x 24,67	Holotipo	
<i>Dinocyon aff. mayoralii</i> (Carpetana)	CRP 08/17/237ab (i)	21,81 x 26,06	19,59 x 25,79		
<i>Dinocyon aff. mayoralii</i> (Carpetana)	CRP 08/17/6145A (i)	21,15 x 23,87	18,79 x 24,07		
<i>Dinocyon aff. mayoralii</i> (Carpetana)	CRP 08/17/6145A (d)		19 x 23,67		
<i>Dinocyon aff. mayoralii</i> (Carpetana)	CRP 08/17/10354 (i)	23,39 x 27	21,08 x 26,64		
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	FSL 5016	27,77 x 30,45			
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	MHNL LGR 1144	31,6 x 34,91			
<i>Dinocyon thenardi</i> (La Grive-Saint-Alban)	MHNL LGR 1145		27,1 x 37,21		
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26594 (d)	22,64 x 24,86	18,23 x 25,8	Holotipo	
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26594 (i)	23,06 x 24,98	18,23 x 25,24	Holotipo	
<i>Hemicyon teilhardi</i> (Wolf Camp)	AMNH FM 26595	20,51 x 23,37	17,79 x 23,48		

S22. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Manchones. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo.

Taxón (Localidad)	Especímenes	p4	m1	m2	Notas	Referencias
<i>Plithocyon antunesi</i> (Olival da Suzana)	s/n	16,2 x 8,84	30,38 x 14,42	21,24 x 14,81	Holotipo	
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73198		25,11 x 11,48			
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73200	14,12 x 7,42	25,76 x 11,11	17,01 x 11,17		
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73196		23,83 x 12,2	16,08 x 11,54	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNH.N.F.Sa 245		31,16 x 13,39	18,94 x 12,54	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNH.N.F.Sa 246		32,62 x 13,98	19,05 x 12,15	Holotipo	
<i>Plithocyon bruneti</i> (Chitenay)	Pont-Levoy 95	7,6 x 4,2	16,2 x 7,4			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	Fs 3833		20,34 x 8,51		Holotipo	
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	M 4837		17,81 x 8,21			
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	Fs 2373		21,5 x 8,89			
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	Fs 5165		21 x 9,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	Fs 748		19,5 x 8,5			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	Coll. Mornand		20,9 x 8,9			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	MD 26			10,84 x 7,22		
<i>Plithocyon barstowensi</i> s (Barstow)	AMNH FM 20810 (d)	13,42 x 6,9	28,51 x 12,78	17,66 x 11,69	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensi</i> s (Barstow)	AMNH FM 20810 (i)		29,9 x 12,36	17,33 x 11,62	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensi</i> s (Barstow)	AMNH FM 20813	16,53 x 8,59				
<i>Plithocyon barstowensi</i> s (Barstow)	AMNH FM 20820 (d)	14,96 x 7,58	29,89 x 12,1	16,98 x 10,7		
<i>Plithocyon barstowensi</i> s (Barstow)	AMNH FM 20820 (i)		29,56 x 13,33	16,84 x 11,15		
<i>Plithocyon barstowensi</i> s (Barstow)	AMNH FM 20815a		30,36 x 12,65			
<i>Plithocyon barstowensi</i> s (Barstow)	AMNH FM 20819		30,69 x 14,05			

S23. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Arroyo del Val. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo.

3.5. Cuenca del Vallès-Penedès



Introducción

La Cuenca del Vallès-Penedès (NE de la Península Ibérica) consiste en un semigraben alargado, limitado por la Cadena Costero-Catalana (Litoral y Prelitoral), que fue generado por el rifting del Mediterráneo NO durante el Neógeno (Cabrera et al. 2004; de Gibert y Casanovas-Vilar, 2011). Esta cuenca ha proporcionado un rico registro fósil de vertebrados continentales cuyo rangos de edad se encuentran desde el Mioceno inferior hasta el Mioceno superior (MN3–MN12, ca. 20–7 Ma; Casanovas-Vilar et al., 2011b, 2016). Entre los varios yacimientos del Mioceno inferior de esta cuenca (Casanovas-Vilar et al., 2011c), el que ha ofrecido una mayor abundancia de restos fósiles ha sido el de els Casots (Subirats, Cataluña, Spain; Figs. 90 A y 90 B).

Este yacimiento fue descubierto en 1989 y excavado hasta 1994 (Moyà-Solà y Rius Font, 1993; Casanovas-Vilar et al., 2011a). Las evidencias paleontológicas y sedimentológicas indican que els Casots es un antiguo sistema lacustre que se superpone a materiales mesozoicos y pertenece a la Unidad Detrítica-Carbonatada de Subirats del Mioceno inferior (Complejos Continentales Inferiores de la Cuenca del Vallès-Penedès; Moyà-Solà y Rius Font, 1993; de Gibert y Casanovas-Vilar, 2011; Casanovas-Vilar et al., 2011a,c). Desde el punto de vista bioestratigráfico, els Casots está correlacionado el Mioceno inferior tardío (MN4; Aragoniense inferior), en particular, a la zona local C de la Cuenca de Calatayud-Daroca (ca. 16.5–16.3 Ma; Casanovas-Vilar et al., 2011a,b,c). Algunos grupos de vertebrados han sido estudiados o publicados en detalle, especialmente roedores (Aldana Carrasco, 1991, 1992; Ginestí, 2008), artiodáctilos (Pickford y Moyà-Solà, 1994, 1995; Duranthon et al., 1995; Van der Made, 1997; Orliac, 2006; Alba et al., 2014) y, más recientemente, crocodilianos (Díaz Aráez, 2014; Díaz Aráez et al., 2017). Sin embargo, la mayoría de la fauna, y en particular los carnívoros, permanecen sin publicar.

El primer trabajo en el que se habla de hemiciónidos en els Casots es el de Moyà-Solà y Rius Font (1993), donde se mencionan la presencia de los géneros *Plithocyon* y *Hemicyon*. En Casanovas-Vilar et al., (2011a) atribuyen este material a *Hemicyon stehlini* y en la Tabla 1 de Casanovas-Vilar et al., (2011c) sólo aparece el género *Hemicyon*, sin especificar especies. Tres años más tarde, en el manuscrito inédito incluido en la tesis de Robles (2014, Pág. 367), se realizó una revisión de los carnívoros del Mioceno de la Cuenca del Vallès-Penedès, clasificando los restos fósiles como *Plithocyon conquense*. Sin embargo, en ninguno de estos trabajos se realizó un estudio taxonómico en profundidad.

En 1944, los paleontólogos Josep F. de Villalta y Miquel Crusafont publicaron un trabajo sobre los carnívoros de la Cuenca del Vallès-Penedès, en el que cabe destacar un M2 de *Pseudocyon sansaniensis* Lartet, procedente de la localidad de Can Marcet. Años más tarde, el diente de este amphiciónido fue atribuido por Ginsburg y Morales (1998) al hemiciónido *Hemicyon goeriachensis* (Toula, 1884b). La localización del yacimiento de Can Marcet se desconoce, aunque probablemente correspondería a las cercanías de la actual masía de Can Marcet, situada a unos 1,5 km en dirección SE desde la parte más antigua del Abocador de Can Mata (ACM), dentro del término de els Hostalets de Pierola pero muy cerca de Masquefa. Además de en Villalta y Crusafont (1944), Crusafont y Truyols (1954) también atribuyeron este yacimiento al Vindoboniense, por lo que cabría esperar una edad equivalente a la zona MN 7/8

de Mein (1975). Sin embargo, su situación geográfica sugiere que es más antiguo que todos los afloramientos del ACM, que tienen más de 12,5 Ma y son MN6 (Alba et al., 2017).

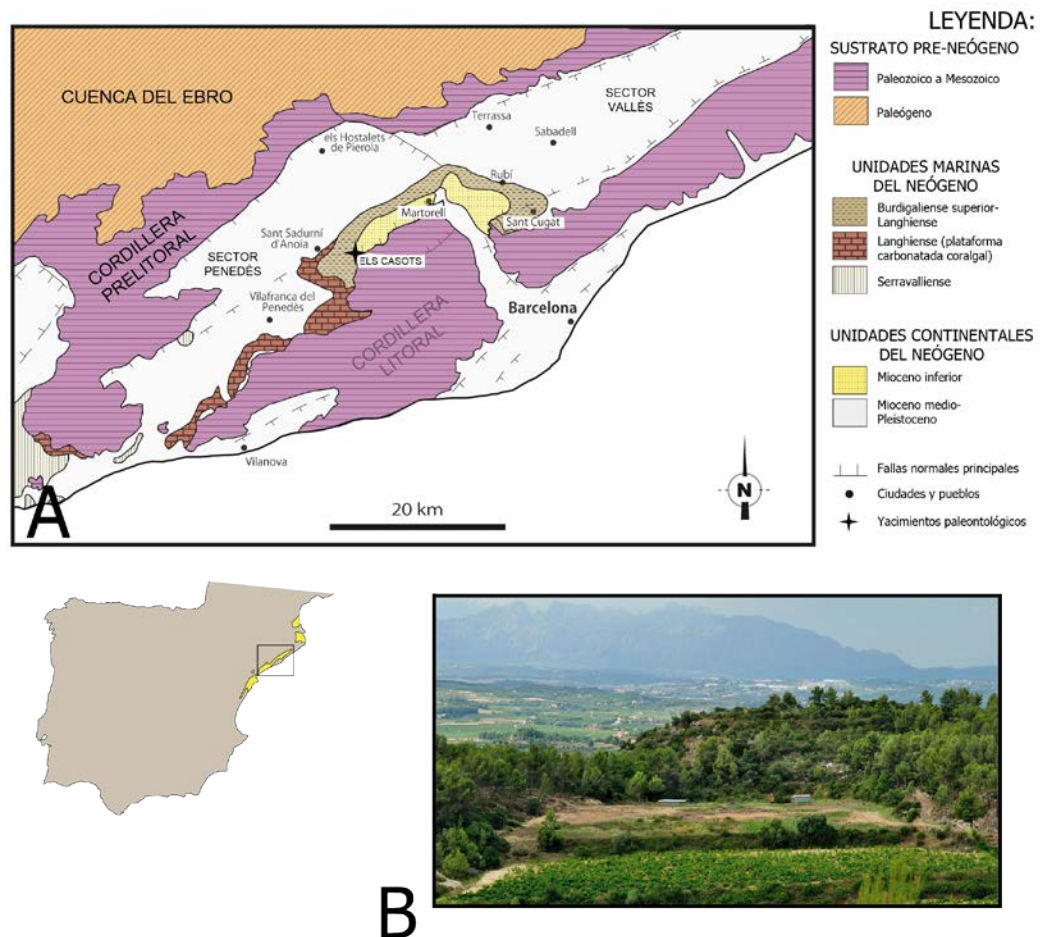


Fig. 90. **A:** mapa geológico esquemático de la Cuenca del Vallès-Penedès, mostrando las principales unidades geológicas y la situación del yacimiento de els Casots. Modificado de un original proporcionado por los doctores Isaac Casanovas-Vilar y Àngel H. Luján, y reproducido de Alba et al. (2014). **B:** yacimiento paleontológico de els Casots (Subirats, Cataluña), en los campos abandonados del centro de la imagen (tomada de Casanovas-Vilar et al., 2011a).

Subfamilia Hemicyoninae Frick, 1926

Género *Hemicyon* Lartet, 1851

Hemicyon stehlini Hürzeler, 1944

Yacimiento: Els Casots, Barcelona

Edad: MN4 (zona local Ca, Aragoniense inferior, Mioceno inferior)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: IPS10096: fragmento de maxilar izquierdo con P3-P4. Individuo adulto. IPS10071: fragmento de maxilar derecho con P4-M2. Individuo adulto. IPS10074: fragmento de maxilar derecho con M1-M2. Individuo adulto. IPS10092: hemimandíbula izquierda con p1-m2. Individuo adulto. IPS24120: hemimandíbula derecha con c, p1, p4-m2. Individuo adulto. IPS24751: hemimandíbula derecha con un c que podría pertenecer a este espécimen y p3-m1. Individuo adulto. **Dentición superior aislada:** **P4:** IPS10106 (izdo.), IPS94253 (izdo.); **M1:** IPS24127 (izdo.); **M2:** IPS24126 (izdo.), IPS10089 (dcho.). **Dentición inferior aislada:** **m1:** IPS10095 (dcho.); **m2:** IPS10100 (izdo.). Medidas realizadas en la Tabla 22.

Descripción

Fragmento de maxilar (IPS10096) (Fig. 91.1): en el lado lateral del fragmento óseo destaca un foramen infraorbitario relleno de sedimento y situado a la altura del extremo mesial del P4.

El P3 es alargado y elíptico, según el eje mesodistal, y se estrecha considerablemente hacia la zona distal. El esmalte está peor conservado en la región distolabial y en una pequeña porción del lado lingual. El lado labial está bastante abombado, sobre todo en su región mesial, mientras que el lingual es mucho más cóncavo y presenta un cóngulo bien definido. La ladera distal de la cúspide principal está más deteriorada que la mesial y del ápice descienden una crista mesolingual y otra distal.

El P4 es mucho más grande que el premolar anterior y comparte con este un contorno alargado, pero subtriangular. El lado labial es más abombado que el lingual y la región mesolabial está muy abombada. En ambos lados se observa un cóngulo bien definido, pero en el lado lingual está más desarrollado. Tanto el cóngulo labial como el lingual ascienden hacia el extremo distal del diente. La mayor parte del cóngulo distolingual presenta una faceta de desgaste y su zona cercana al protocono se conserva mal. El paracono es la cúspide más grande y más alta, seguida del metastilo y del protocono. El ápice del paracono y su lado distolabial están un poco deteriorados y de esta cúspide descienden una crista mesial, otra distal que se enfrenta en una hendidura profunda con la crista mesial del metastilo y una tercera mesolingual. No hay parastilo. Del metastilo desciende una segunda crista distal y el lado labial de esta cúspide también está deteriorado. A lo largo de la zona mesolingual del metastilo y la distolingual del paracono el esmalte está desgastado. El protocono ocupa una posición media, con respecto al paracono, es acortado, moderadamente alto, está moderadamente proyectado hacia la zona lingual y su sentido de proyección es mesial.

Fragmento de maxilar (IPS10071) (Fig. 91.2): en el lado lateral del fragmento óseo se conserva parte del arco cigomático, cuyo origen rostral se encuentra en el M2, y un foramen

infraorbitario grande situado a la altura del extremo mesial del P4. La muralla caudal en la que se inserta el M2 es amplia. En vista medial destaca un seno maxilar caudal grande, ovalado y muy profundo, que está limitado rostralmente por un septo interseno maxilar bastante deteriorado.

El P4 es alargado mesodistalmente y subtriangular. Este diente se conserva mucho mejor que los dos molares. El lado labial es abombado, mientras que el lingual está mucho más aplanado. La zona mesolabial está muy abombada. En el lado lingual el cóngulo está mejor definido y más desarrollado que en el lado labial, y ambos ascienden hacia el extremo distal del diente. Esta zona está mal conservada. El paracono es la cúspide más alta y más grande, seguida del metastilo y del protocono. Del ápice del paracono desciende una crista mesial, otra distal que se enfrenta con la crista mesial del metastilo en una hendidura importante, y una tercera mesolingual. El extremo mesial del paracono está un poco deteriorado y no hay parastilo. Del metastilo desciende una segunda crista distal que está más deteriorada que la mesial. El protocono es acortado mesodistalmente, moderadamente alto, ocupa una posición media, con respecto al paracono, está moderadamente proyectado hacia el lado lingual y su sentido de proyección es mesial. La ladera distal de esta cúspide está deteriorada y la mayor parte del cóngulo distolingual presenta una faceta de desgaste.

El M1 tiene un contorno subcuadrado y su mayor longitud está en la zona labial. En ésta destaca un cóngulo bien definido, que rodea al paracono y metacono. Estas cúspides son prácticamente del mismo tamaño y se sitúan al mismo nivel. El paracono está muy deteriorado en sus zonas apical, labial y en gran parte de su ladera distal. En esta última, se conserva una porción pequeña de crista, que se enfrenta con la crista mesial del metacono. La crista mesial del paracono y la distal del metacono se unen al cóngulo. La región lingual del metacono, así como la parte media y lingual del diente, tienen el esmalte bastante corroído. En el lado lingual del metacono destaca una crista que se une con la crista media, la cual, está muy mal conservada. En esta aún se intuye el gran arco que describe su rama mesial, en su ascenso hacia la región mesolabial. La rama opuesta es más corta y se dirige hacia el lado distal, ligeramente oblicua y en sentido distolingual. El extremo mesolingual está deteriorado y en él se conserva una porción muy pequeña de un cóngulo bien definido. La parte más labial del lado mesial está desgastada. A pesar de la corrosión que presenta el lado distal, este es prácticamente perpendicular al lado labial.

El M2 es subrectangular y con una forma arriñonada. El esmalte está muy corroído en las zonas distal y media. En el lado labial destaca un cóngulo bien definido y mejor conservado hacia el paracono. Este está mejor conservado, y es más grande y más alto que el metacono. El metacono está bastante desplazado hacia la región lingual, con respecto al paracono. Este desplazamiento genera una inclinación fuerte y en sentido distal, del lado labial. Del paracono descienden una crista distal y otra mesial que se une al cóngulo labial. La crista media está muy deteriorada, pero aún se intuye el gran arco que describe su rama mesial hacia la parte mesolabial del diente.

Fragmento de maxilar (IPS10074) (Fig. 91.3): el fragmento óseo en el que insertan los dos molares carece de estructuras reconocibles.

El M1 es subcuadrado y su mayor longitud se encuentra en la zona labial. En esta destaca un cóngulo bien definido, que rodea a un paracono más alto que el metacono. Ambas cúspides tienen un tamaño similar, están separadas por una hendidura central importante y se sitúan al mismo nivel. El lado labial del paracono se conserva peor. De estas dos cúspides descienden una crista mesial y otra distal, donde dos se enfrentan en la hendidura y las restantes descienden hacia el cóngulo labial. En la unión de la crista mesial del paracono y el cóngulo se forma un parastilo pequeño. La crista distal del paracono es la peor conservada de las cuatro. Entre el metacono y la crista media se observa una crista grande, pero bastante deteriorada. En la crista media hay un protocono muy bajo y grácil, cuyo lado lingual presenta una faceta de desgaste grande. Las cristas mesial y distal del protocono forman un arco grande que se interrumpe por el desgaste que afecta a gran parte del lado mesial del diente. La parte distal de la crista media está mucho más deteriorada y acaba por unirse al lado distal del diente. El extremo mesolingual está poco desarrollado y en la zona opuesta se observa un engrosamiento importante. El lado distal es prácticamente perpendicular al lado labial.

El M2 es subcuadrado y con una forma arriñonada. En el lado labial destaca un cóngulo bien definido, que rodea a un paracono mucho más grande y más alto que el metacono. Estas dos cúspides están separadas por una hendidura pequeña y el metacono está bastante desplazado hacia la zona lingual, con respecto al paracono. Esto genera una inclinación fuerte del lado labial en sentido distal y una concavidad importante entre las dos cúspides. De sus ápices descienden una crista mesial y otra distal, con dos de ellas enfrentadas en la hendidura y las otras dos restantes se dirigen hacia el cóngulo labial. En la crista media se observa un protocono muy bajo y grácil. La pre- y postprotocrista forman un arco grande, donde la primera se interrumpe por el deterioro de la zona mesolabial y la segunda presenta una faceta de desgaste grande en su lado lingual. La rama distal de la crista media se une ligeramente oblicua y en sentido distolingual, al lado distal del diente. Cerca de esta unión, la crista media presenta una faceta de desgaste pequeña. En el extremo mesolingual del diente aún se conserva una porción pequeña de un cóngulo bien definido y hacia la región distal destaca un engrosamiento importante. En este punto se observa una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distal.

Hemimandíbula (IPS10092) (Fig. 92.1): a este ejemplar le falta la rama ascendente y gran parte de la región caudal. La rama horizontal es baja, el contorno es curvado y su altura aumenta progresivamente hacia el m2. En vista ventral, el borde de la rama es estrecho y convexo. En el lado medial, la sínfisis mandibular se prolonga caudalmente hasta el p2. En la zona laterocaudal destaca una fosa premasetéica, prolongada rostralmente hasta la parte media del m1. El borde ventral que rodea a esta fosa está muy poco proyectado lateralmente. En vista oclusal, la serie dental describe un recorrido curvado o sigmoidal.

Los tres primeros premolares son elípticos y alargados mesodistalmente. La talla aumenta hacia el p3. El lado labial es mucho más abombado que el lingual. En la parte distolingual de p1 se genera una protuberancia mucho más desarrollada que en p3. La cúspide principal ocupa una posición bastante mesial en p1, mientras que en p2 y p3 se sitúa más distalmente. De sus ápices descienden una crístida mesolingual y otra distal.

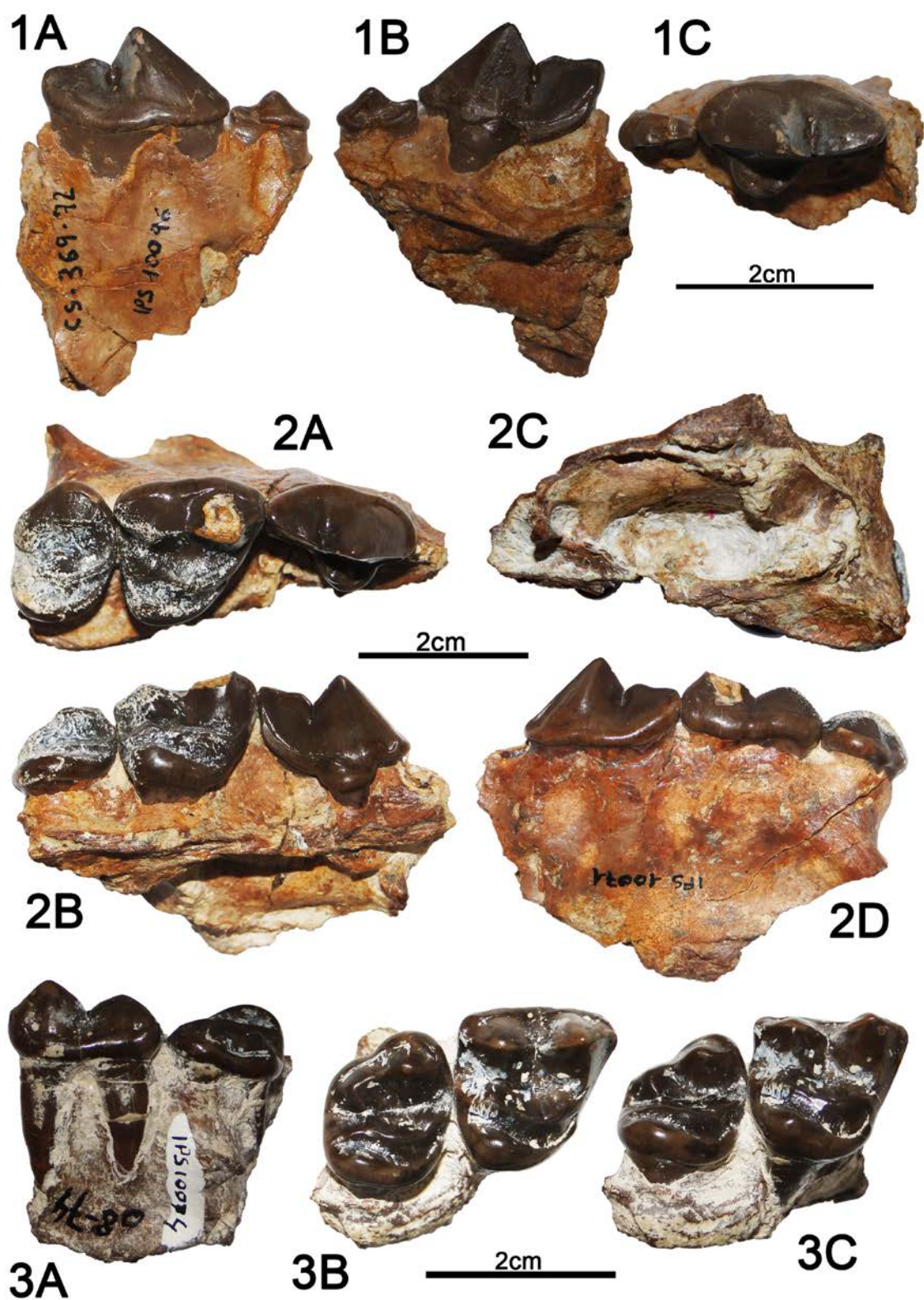


Fig. 91. Restos fósiles de *Hemicyon stehlini* de els Casots (Subirats). 1, IPS10096, fragmento de maxilar izquierdo: 1A, vista labial; 1B, vista lingual; 1C, vista oclusal. 2, IPS10071, fragmento de maxilar derecho: 2A, vista oclusal; 2B, vista lingual; 2C, vista medial; 2D, vista labial. 3, IPS10074, fragmento de maxilar derecho: 3A, vista labial; 3B, vista oclusal; 3C, vista lingual.

En p1 y p3 no hay cúspide distal accesoria. En p1 la zona más deteriorada es la mesial, en p2 la mesial y distal, y en p3 es la ladera distal. Están separados por tres diastemas, cuya amplitud se reduce hacia el situado entre el p3 y p4.

El p4 es mucho más grande que los tres anteriores, pero también es elíptico y alargado mesodistalmente. Las zonas más deterioradas son el ápice de la cúspide principal y su ladera distal. El lado labial es más abombado que el lingual y en la región distolingual destaca una protuberancia importante. De la cúspide principal descienden una crístida mesial y otra distal. Carece de cúspides accesorias.

El m1 es un diente alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El extremo mesial es estrecho y redondeado, mientras que el distal es mucho más amplio y se inclina en sentido distal. El protocónido es la cúspide más grande y más alta del trigónido. De su ápice descienden una crístida mesial y otra distal. Esta cúspide está separada del paracónido por una hendidura profunda y bien observada en vista labial. La ladera mesial del paracónido se inclina en sentido distal, mientras que su ápice apunta en sentido opuesto. De este último desciende una crístida distal que es interrumpida por la hendidura. En vista oclusal, esta cúspide se gira ligeramente hacia el lado lingual, formando un recorrido sigmoidal con las otras cúspides del trigónido y las linguales del talónido. A lo largo del lado labial del paracónido y del protocónido hay dos facetas de desgaste grandes. En el lado mesial del metacónido se observa una crístida deteriorada e interrumpida por una fractura importante, que separa a esta cúspide del protocónido. Además de esta fractura hay otras que afectan al lado lingual y labial de estas dos cúspides y del diente. El metacónido está bastante desarrollado. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=17,57$ mm; $L_{tal}=10,76$ mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido grácil, con una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distal. Su crístida mesial se dirige hacia el lado distal del protocónido y la crístida distal cierra a la cuenca somera, en su unión con la crístida lingual. La cuenca se inclina en sentido distal. En el lado mesolabial del hipocónido hay una faceta de desgaste grande, y entre esta cúspide y el protocónido, la constricción labial es muy débil. La muralla lingual es alta. Sobre esta se observa una cúspide mesial muy baja y mejor conservada que la distal. La cúspide mesial es más grande y más alta que la distal.

El m2 es alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El lado labial está más tendido o acampanado que el lingual y su esmalte está mucho más deteriorado. En el extremo distal hay una faceta pequeña para el trigónido del m3. El protocónido es más grande que el metacónido y ambos presentan unas facetas de desgaste grandes e inclinadas en sentido mesial. En el extremo mesolabial del protocónido destaca una faceta de desgaste grande. El metacónido está un poco desplazado distalmente, con respecto al protocónido. De ambas cúspides descienden una crístida mesial y otra distal. En el lado lingual del protocónido y en el labial del metacónido se observan otras dos crístidas, cuya unión divide al diente en dos cuencas someras. Sus crístidas mesiales cierran a la cuenca del trigónido y en el extremo mesolingual hay un paracónido cuya ladera lingual y parte del ápice están muy desgastados, al igual que la parte más mesial de la crístida mesial del protocónido. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido grácil y con una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido mesial.

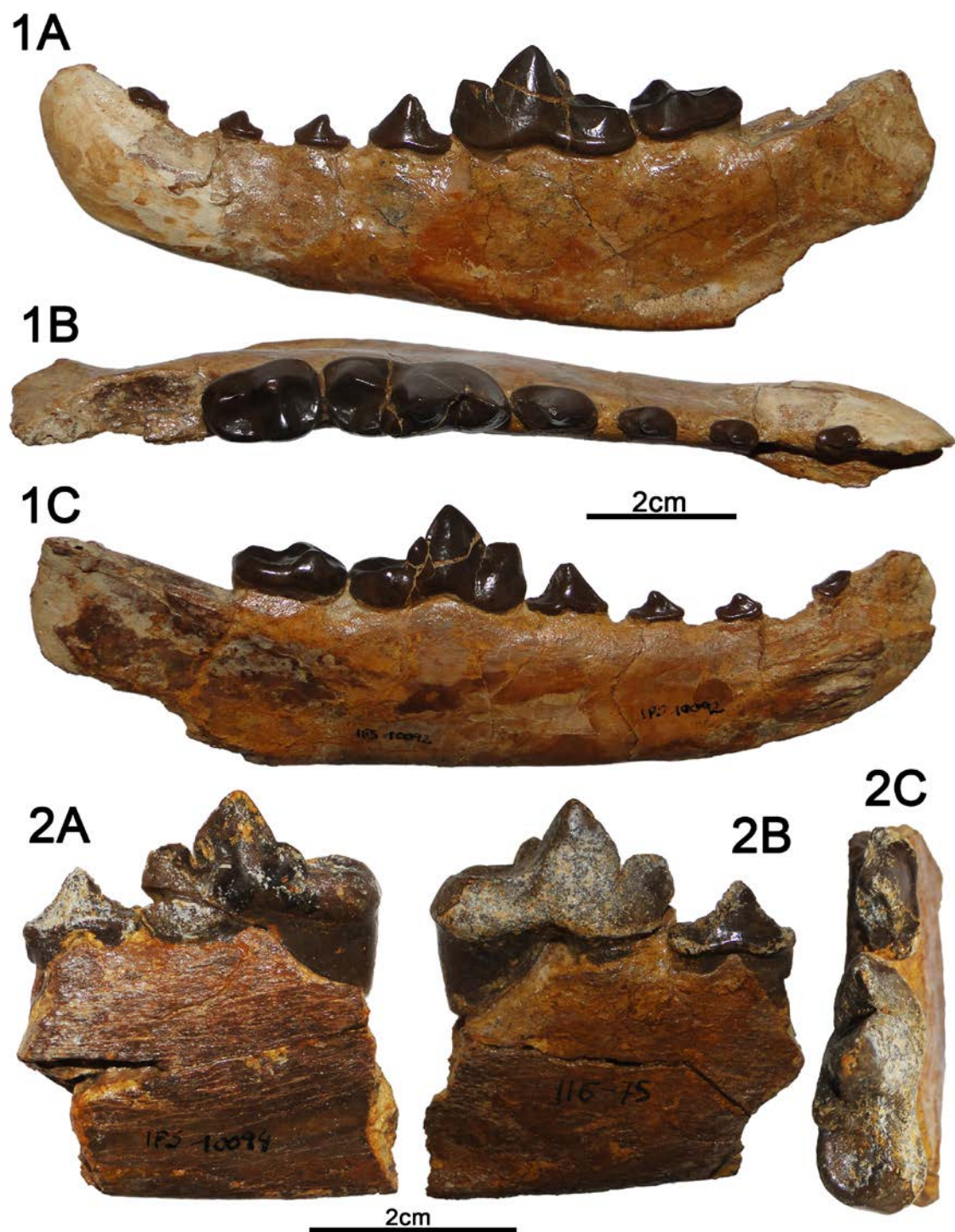


Fig. 92. Restos fósiles de els Casots (Subirats). **1**, IPS10092, hemimandíbula izquierda de *Hemicyon stehlini*: **1A**, vista labial; **1B**, vista oclusal; **1C**, vista lingual. **2**, IPS10094, fragmento de hemimandíbula derecha de *Hemicyoninae* indet.: **2A**, vista lingual; **2B**, vista labial; **2C**, vista oclusal.

La crístida mesial del hipocónido se une con la distal del protocónido y la crístida distal se une con la lingual del talónido, cerrando a la cuenca. La muralla lingual es alta. A continuación de este molar, se observa un alveolo muy deteriorado para el m3.

Hemimandíbula (IPS24120) (Fig. 93): a este ejemplar le falta gran parte de la región caudal de las ramas horizontal y ascendente. La rama horizontal es baja, su perfil lateral es curvado, pero está interrumpido por un pequeño resalte a la altura del p2-p3 y su altura aumenta hacia la región caudal. En vista ventral, el borde de la rama horizontal es estrecho y convexo. En y la sínfisis mandibular está prolongada caudalmente hasta el p2. En la región laterorostral hay dos forámenes mentonianos grandes, uno a la altura del p2 y otro en la parte distal del p3. En la zona caudal destaca una fosa premasetéica que se prolonga hasta el m1. El borde ventral que rodea a esta fosa, está muy poco proyectado lateralmente. En la rama ascendente se conserva parte de una fosa masetéica grande, para el músculo *zygomaticomandibularis*. En la serie dental se conservan varios alveolos: dos para el p2, dos para el p3 y otro para el m3 mal conservado. Todos ellos y los dientes insertados describen un recorrido curvado o sigmoidal en vista oclusal.

El c es esbelto y recurvado en sentido distolingual. El esmalte es liso y de su ápice descienden una carena distal y otra mesolingual. El esmalte está peor conservado en los lados mesial y distal.

El p1 es elíptico y alargado mesodistalmente. El lado labial está más abombado que el lingual y en la región distolingual destaca una protuberancia importante. El extremo mesolabial y el lado lingual son las zonas donde el esmalte está peor conservado. La cúspide principal tiene el ápice deteriorado y ocupa una posición mesial. De esta descienden una crístida mesial y otra distal peor conservada. Este diente se inserta con una raíz. Entre este premolar y el p2 hay un diastema más estrecho que el que hay entre p2-p3, pero es más amplio que el diastema p3-p4.

El p4 es mucho más grande que el p1, pero también es alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El esmalte está mal conservado en las zonas mesial y distal. El lado labial es más abombado que el lingual y en la región distolingual hay una protuberancia importante. De la cúspide principal descienden una crístida mesial y otra distal más deteriorada.

El m1 es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. El esmalte se conserva mal en gran parte del lado lingual, en la zona distal y en la cuenca del talónido. El extremo mesial es redondeado y estrecho, mientras que el distal es mucho más amplio y se inclina ligeramente en sentido distal. En la región distolabial hay un cóngulo bien definido. El protocónido es la cúspide más grande y más alta del trigónido, y de su ápice descienden una crístida mesial y otra distal. Las zonas de separación protocónido-paracónido y protocónido-metacónido están muy deterioradas. El lado mesial del paracónido está inclinado distalmente, mientras que su ápice apunta en sentido opuesto. De este desciende una crístida distal. En vista oclusal, el paracónido está un poco girado hacia el lado lingual, generando un recorrido sigmoidal con las otras cúspides del trigónido y las linguales del talónido. El metacónido está bastante desarrollado y se sitúa en posición distal, con respecto al protocónido. El lado mesial del metacónido se conserva mal, pero en su ladera distal se observa una crístida que se une a la crístida lingual del talónido. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=18,93$ mm; $L_{tal}=9,99$ mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido bajo y en posición mesial, con respecto al extremo distal del diente. Su crístida mesial se dirige hacia la ladera distal del protocónido, donde está más deteriorada.

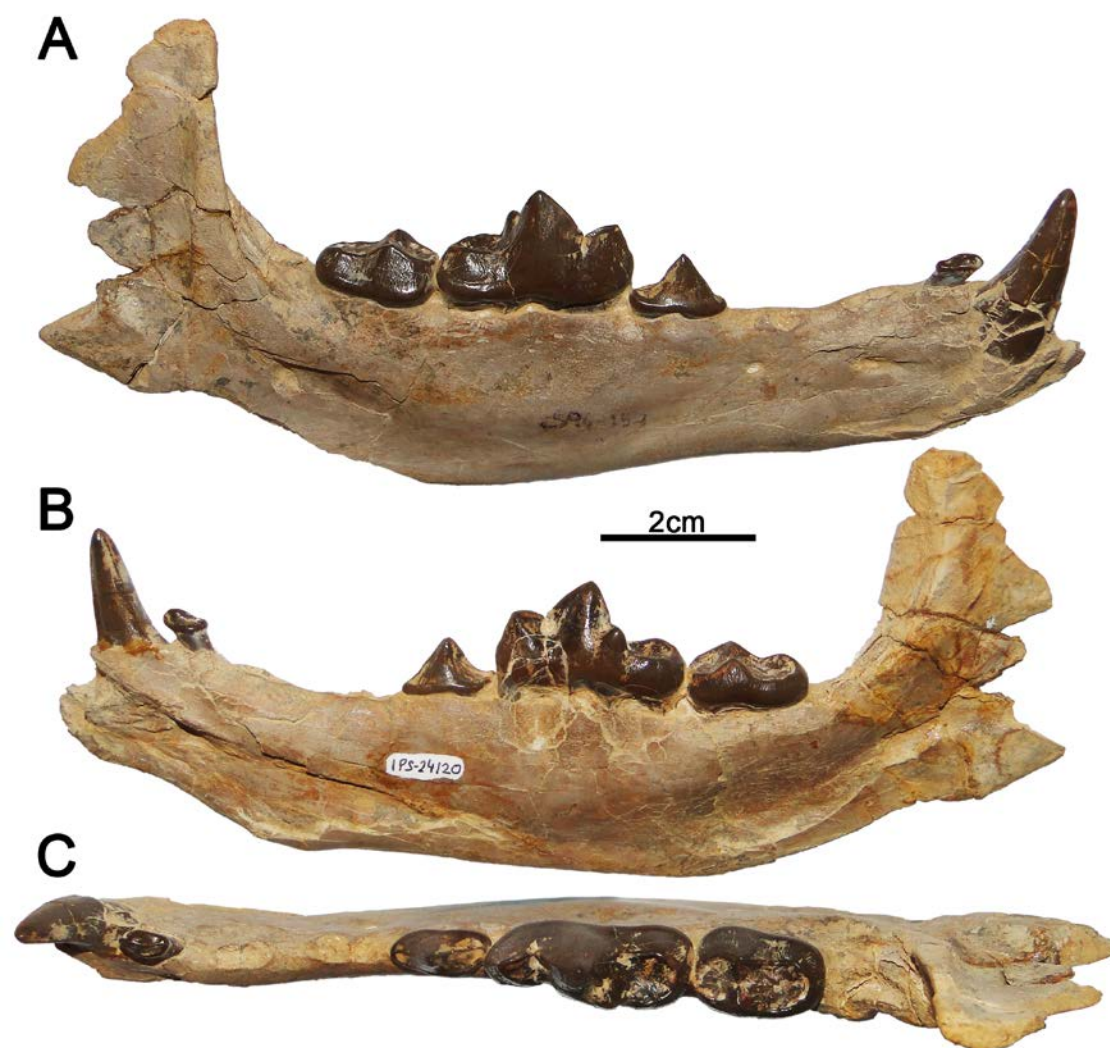


Fig. 93. IPS24120, hemimandíbula derecha de *Hemicyon stehlini* de els Casots (Subirats): **A**, vista labial; **B**, vista lingual; **C**, vista oclusal.

La crístida distal está peor conservada y cierra a la cuenca somera, en su unión con la crístida lingual. La cuenca se inclina en sentido distal. La constricción labial, entre el protocónido y el hipocónido, es muy débil. La muralla lingual es alta y en ella se observan dos cúspides, donde la mesial está mucho más deteriorada que la distal.

El m2 es alargado y elíptico mesodistalmente. El lado labial está más tendido o acampanado que el lingual. El protocónido es moderadamente alto y más alto que el metacónido. Este último está ligeramente desplazado en sentido distal, con respecto al protocónido. La crístida lingual del protocónido y la labial del metacónido se enfrentan en la parte media, dividiendo al diente en dos cuencas someras. Las crístidas mesiales de ambas cúspides descienden hacia la cuenca, pero la parte mesial y lingual de esta se conserva muy mal. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido bajo y en posición distal. Su crístida mesial se une con la distal del protocónido y su crístida distal cierra a la cuenca, en su unión con la crístida lingual del talónido. La cuenca se inclina en sentido mesial. La muralla lingual es

alta. En ésta se observan dos cúspides muy bajas, donde el entocónido es más grande y más alto que el entoconúlido. El esmalte está bien conservado, excepto en las dos cuencas.

Hemimandíbula (IPS24751) (Fig. 94): conserva gran parte de la rama horizontal y la zona más rostral de la fosa masetérica, en la que inserta el músculo *zygomaticomandibularis*. La rama horizontal es baja y la altura aumenta hacia el m2. Su contorno es curvado, a pesar del desplazamiento en sentido ventral, de la zona más rostral de esta rama. En vista ventral, el borde inferior de la rama es estrecho y convexo. En vista lateral, se observa un foramen mentoniano grande a la altura del p2 y otro más pequeño bajo la parte distal del p3. En la región caudal se conserva parte de una fosa premasetérica, que extiende rostralmente hasta el m1. En vista medial, la sínfisis mandibular se prolonga caudalmente hasta el p2. En vista oclusal, la serie dental conserva varios alveolos: parte del alveolo del canino, uno para el p1, uno distal para el p2 junto con su raíz mesial, dos para el m2 y uno para el m3. Todos ellos y los dientes insertados describen un recorrido sigmoidal o curvado.

El c conserva parte de la raíz y una corona muy deteriorada, pero con un esmalte liso. Esta se curva distalmente y en ella aún se intuye una crístida lingual fuerte, que se curva en sentido distal. Entre el alveolo del c y el p1 hay un diastema más estrecho que el que separa este premolar del p2. Entre este último y el p3 hay otro diastema, pero la zona está muy deteriorada como para conocer su dimensión, y entre el p3 y el p4 hay un cuarto diastema estrecho.

El p3 es elíptico y alargado mesodistalmente. El lado mesolabial está mucho más abombado que el lingual. El extremo mesolingual está roto, y toda la zona distal y gran parte de la labial están muy deterioradas. La región distal también está fracturada y un poco desplazada. El ápice de la cúspide principal está mal conservado y de él descende una crístida mesolingual.

El p4 es mucho más grande que el p3, pero también es alargado y elíptico, y su lado labial es más abombado que el lingual. En la región distolingual destaca una protuberancia importante. El extremo mesial, su ápice y las laderas mesial, distal y distolingual están muy deteriorados.

El m1 es alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El extremo mesial es mucho más estrecho que el distal y en ellos el esmalte está muy deteriorado. El paracónido presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido labial. En vista oclusal, esta cúspide está ligeramente girada hacia el lado lingual. El protocónido tiene una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido mesolingual. Sus laderas mesolingual y mesolabial también están afectadas por un desgaste importante pero más tenue. El protocónido está separado del metacónido por una hendidura pequeña. El metacónido muestra una faceta de desgaste grande e inclinada distolingualmente. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=15,15$ mm; $L_{tal}=9,17$ mm). Los lados labial y lingual del talónido están muy desgastados, con una inclinación predominante en sentido distolingual de las facetas del lado lingual. La muralla lingual es alta. En el lado labial, entre el protocónido y el hipocónido, la constricción es muy débil.



Fig. 94. IPS24751, hemimandíbula derecha de *Hemicyon stehlini* de els Casots (Subirats): A, vista lingual; B, vista oclusal; C, vista labial; D, vista labial del canino; E, vista lingual del canino.

Dentición superior aislada:

P4 [IPS10106 (Fig. 99.3), IPS94253 (Fig. 99.4)]: los fragmentos óseos en los que insertan estos dientes no presentan ninguna estructura reconocible. El P4 es un diente alargado mesodistalmente y subtriangular. El lado labial está más abombado que el lingual y el extremo mesolabial es muy abombado. En las zonas distolabial y distolingual de IPS10106 se observa un cóngulo bien definido, pero el segundo se conserva peor y en su parte más distal está interrumpido por una faceta para el M1. En IPS94253, el cóngulo está bien definido a lo largo de las zonas mesolabial, mesial y mesolingual. En IPS10106, el esmalte está muy corroído en la parte mesolabial, en la ladera mesial del paracono y en toda la zona mesial del protocono, mientras que en IPS94253 la región distal, la ladera distal del paracono, casi todo el lado lingual y la parte distal del protocono son las peor conservadas. El paracono es la cúspide más grande y más alta seguida del metastilo y del protocono. Del ápice del paracono de IPS10106

desciende una crista distal que se enfrenta con la mesial del metastilo en una hendidura profunda, en el lado distal del metastilo hay una segunda crista, que se prolonga hasta el extremo distal del diente. En el lado lingual del paracono y del metastilo destacan dos facetas de desgaste grandes. Del ápice del paracono de IPS94253 desciende una crista mesial y otra mesolingual y se observa un parastilo poco desarrollado. El protocono de IPS10106 se conserva mucho mejor que en IPS94253, pero en ambos ocupa una posición media con respecto al paracono, está moderadamente proyectado y su sentido de proyección es mesial. Bajo la corona de IPS10106 las raíces mesial, distal y lingual están muy bien conservadas, mientras en IPS94253 la raíz distal está rota y la lingual está deteriorada.

M1 (IPS24127) (Fig. 95.1): es subcuadrado y su mayor longitud se encuentra en la zona labial. En esta destaca un cóngulo bien definido, que rodea a un paracono más alto que el metacono. Ambas cúspides son prácticamente del mismo tamaño y se sitúan al mismo nivel. De sus ápices descienden una crista mesial y otra distal, donde la distal del paracono y la mesial del metacono quedan enfrentadas y las otras dos restantes se unen al cóngulo. Entre el cóngulo y la crista mesial del paracono se forma un parastilo pequeño. El esmalte está muy deteriorado entre las dos cúspides y sus lados linguales, en la parte distolabial del metacono y a lo largo de la zona media. En la crista media se observa un protocono muy bajo y grácil, que está acompañado de otra cúspide mesial pequeña, y en la parte distal destaca un metacónulo muy alto y robusto. La pre- y postprotocrista forman un arco grande y la primera está muy deteriorada en su ascenso hacia la región mesolabial del diente. La postmetaconulocrista es más larga que la premetaconulocrista y se une al lado distal del diente, ligeramente oblicua y en sentido distolingual. El extremo mesolingual está poco desarrollado y en él destaca un cóngulo bien definido y con pequeñas crenulaciones, que gana importancia hacia la región distal. En este punto hay un hipocono alto. El lado distal es prácticamente perpendicular al lado labial. Bajo la corona sólo se conserva una porción pequeña de la raíz distolabial.

M2 [IPS10089 (Fig. 95.2), IPS24126 (Fig. 95.3)]: es un diente subcuadrado y de forma arriñonada. En el lado labial destaca un cóngulo importante que rodea al paracono y al metacono, pero este último está más rodeado por el cóngulo en IPS10089. El paracono es mucho más grande y más alto que el metacono. El metacono está bastante desplazado hacia la región lingual, con respecto al paracono, lo que genera una inclinación fuerte del lado labial, en sentido distal. En ambos dientes, el ápice del metacono está mucho más deteriorado que el del paracono y de estas dos cúspides descienden una crista mesial y otra distal. Dos de estas cristas quedan enfrentadas, mientras que la crista mesial del paracono y la distal del metacono se unen al cóngulo labial. Del metacono desciende una tercera crista que se une a la crista media, ligeramente oblicua y en sentido mesial. En la parte mesial de la crista media de IPS24126 hay un protocono muy bajo y grácil, y la rama mesial de esta crista en IPS10089 está muy deteriorada. En ambos dientes, la rama mesial de la crista media describe un arco grande en su ascenso hacia la región mesolabial. La rama distal de esta crista es grácil, y se dirige ligeramente oblicua y en sentido distolingual hacia el lado distal del diente. Esta rama llega a unirse al lado distal del diente en IPS24126, mientras que en IPS10089 queda interrumpida por

el deterioro de la corona. En IPS24126, el extremo mesolingual está muy deteriorado y en la región distal destaca un engrosamiento importante con varias crenulaciones grandes. El extremo distolingual de IPS10089 está roto, y en su zona mesolingual se observa un cóngulo bien definido y con crenulaciones pequeñas que se distribuyen por todo el lado lingual. Pero este cóngulo se interrumpe por la mala conservación de la región distal. Bajo la corona de los dos dientes, las dos raíces labiales y la lingual están muy rotas.

Dentición inferior aislada:

m1 (IPS10095) (Fig. 96.1): es un diente alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El extremo mesial es estrecho y redondeado, mientras que el distal es más amplio y su curvatura queda interrumpida por una faceta grande para el trigónido del m2. El protocónido es la cúspide más grande y más alta, seguida del paracónido y del metacónido. Del protocónido descienden dos crístidas, una mesial que contacta en una hendidura profunda con la crístida distal del paracónido. Y otra distal mejor conservada, que se enfrenta con una crístida mesial del metacónido deteriorada. El lado mesial del paracónido está inclinado distalmente, mientras que su ápice apunta en sentido opuesto. En vista oclusal, esta cúspide se gira ligeramente hacia el lado lingual, formando un recorrido sigmoidal con las otras dos cúspides del trigónido y las linguales del talónido. El lado mesolabial del protocónido y el labial del paracónido presentan unas facetas de desgaste grandes.

El metacónido está bastante desarrollado, ocupa una posición distal, con respecto al protocónido, y presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distolabial. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=17,54$ mm; $L_{tal}=9,50$ mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido grácil, y con una faceta de desgaste grande e inclinada distalmente. Su crístida mesial se prolonga hasta la ladera distal del protocónido. En el extremo distal del diente, parte de la crístida distal del hipocónido está mal conservada, pero aún se observa su unión con la crístida lingual, cerrando a la cuenca. Esta se inclina en sentido distal. En la parte meso- y distolabial del hipocónido, y entre esta cúspide y el protocónido se observan unas facetas de desgaste grandes. A pesar de estas facetas, aún puede verse una constricción labial muy débil entre el hipocónido y el protocónido. La muralla lingual del talónido es alta y sobre ella hay dos cúspides muy bajas, donde la mesial es más grande y más alta que la distal. Bajo la corona, la raíz mesial y distal están corroídas, pero la distal está mejor conservada.

m2 (IPS10100) (Fig. 99.5): es alargado y elíptico mesodistalmente. El lado labial está mucho más tendido que el lingual. Los extremos mesial y distal son redondeados, y en el primero hay una faceta ovalada y pequeña para el talónido del m1. El metacónido es ligeramente más alto que el protocónido, pero este último es más grande. El protocónido es moderadamente alto y el metacónido está un poco desplazado distalmente, con respecto al primero. La crístida labial del metacónido está más deteriorada que la lingual del protocónido y ambas quedan enfrentadas, dividiendo al diente en dos cuencas someras. De ambas cúspides también descienden una crístida mesial y otra distal, con ambas peor conservadas en el protocónido.

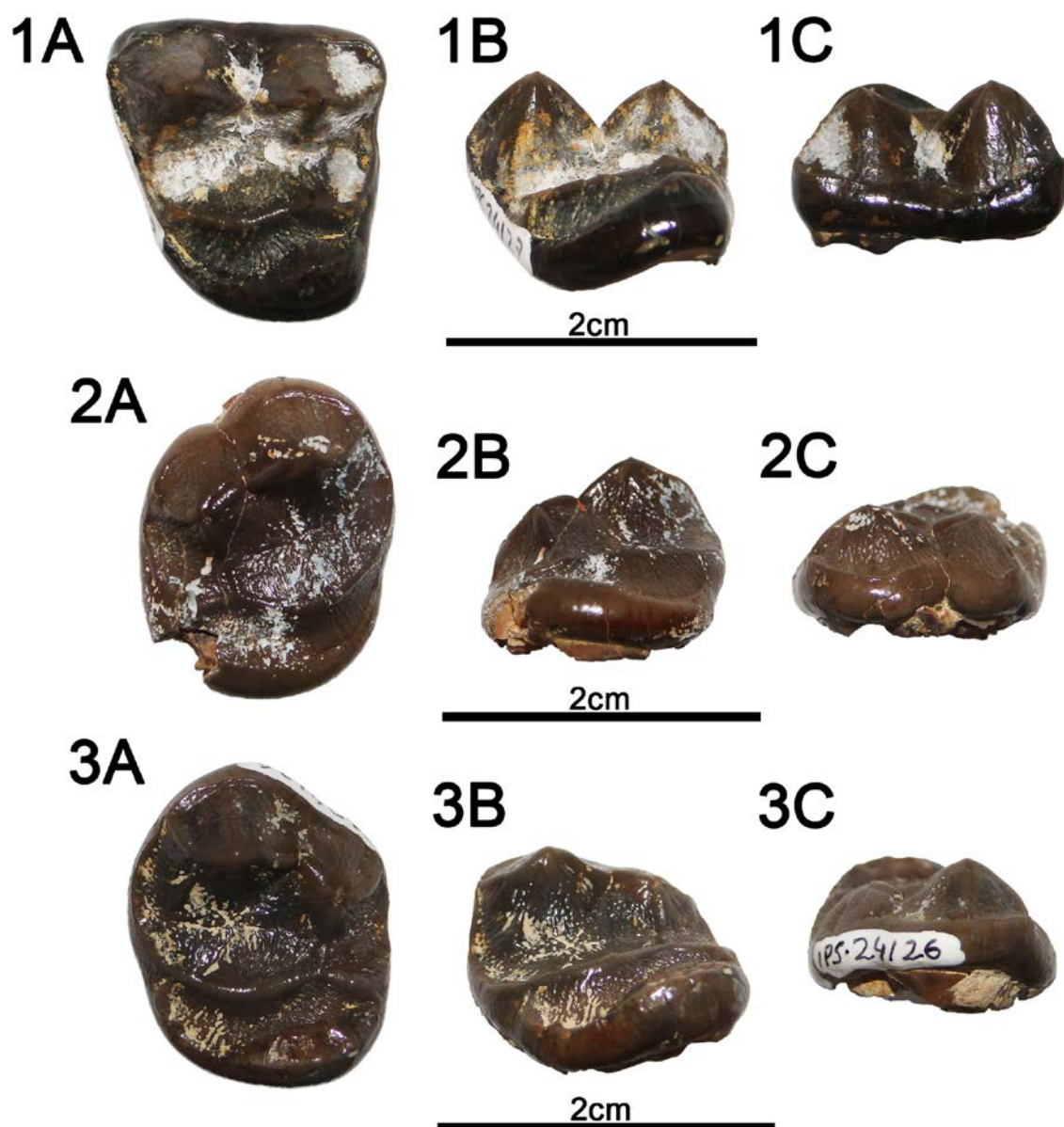


Fig. 95. Dentición superior aislada de els Casots (Subirats). **1**, IPS24127, M1 izquierdo de *Hemicyon stehlini*: **1A**, vista oclusal; **1B**, vista lingual; **1C**, vista labial. **2**, IPS10089, M2 derecho de *Hemicyon stehlini*: **2A**, vista oclusal; **2B**, vista lingual; **2C**, vista labial. **3**, IPS24126, M2 izquierdo de *Hemicyon stehlini*: **3A**, vista oclusal; **3B**, vista lingual; **3C**, vista labial.

Las crístidas mesiales cierran a la cuenca del trigónido y en la parte mesial de esta crístida hay un paracónido reducido. Esta cúspide está acompañada de otras tres más pequeñas, en el extremo mesolingual. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido bajo, grácil y situado en posición distal, con respecto al protocónido. Su crístida mesial contacta la distal del protocónido, mientras que la distal cierra a la cuenca del talónido, en su unión con la crístida lingual. La cuenca se inclina en sentido mesial. La muralla lingual es alta y sobre ella destacan dos cúspides muy bajas, donde la mesial (entocónido) es más grande y más alta que la distal (entoconúlido). Bajo la corona, la raíz mesial está mejor conservada que la distal.

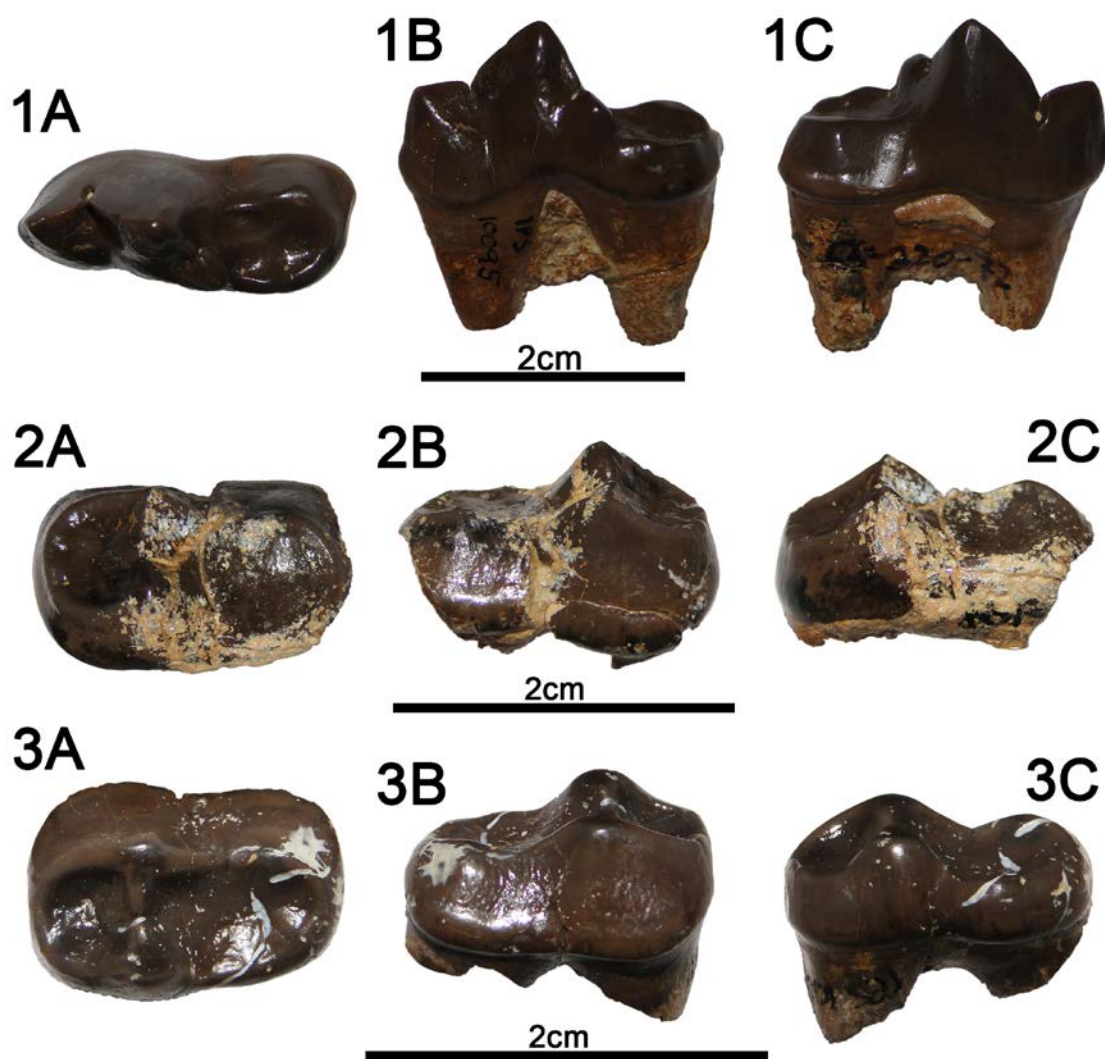


Fig. 96. Restos fósiles de els Casots (Subirats). 1, IPS10095, m1 derecho de *Hemicyon stehlini*: 1A, vista oclusal; 1B, vista lingual; 1C, vista labial. 2, IPS10146, m2 derecho de *Plithocyon* cf. *barstowensis*: 2A, vista oclusal; 2B, vista labial; 2C, vista lingual. 3, IPS10099, m2 derecho de Hemicyoninae indet.: 3A, vista oclusal; 3B, vista labial; 3C, vista lingual.

Especímenes	P3	P4	M1	M2
IPS10096 (i)	8,54 x 4,25	19,57 x 12,73		
IPS10071 (d)		19,62 x 12,89	17,34 x 17,56	12,48 x 16,69
IPS10074 (d)			16,52 x 17,23	13,95 x 14,34
IPS10106 (i)		19,36 x 12,71		
IPS94253 (i)		21,33 x 13,54		
IPS24127 (i)			17,75 x 19,26	
IPS24126 (i)				16,97 x 18,70
IPS10089 (d)				17,38 x 18,65

Especímenes	c	p1	p2	p3	p4	m1	m2
IPS10092 (i)		6,06 x 3,87	6,56 x 3,70	8,23 x 4,20	11,96 x 6,15	24,49 x 10,58	15,79 x 10,95
IPS24120 (d)	8,27 x 6,42	6,25 x 3,58			13,53 x 6,19	26,67 x 10,78	16,99 x 11,15
IPS24751 (d)				8,08 x 3,8	11,89 x 5,97	22,45 x 10,38	
IPS10095 (d)						25,33 x 10,82	
IPS10100 (i)							17,32 x 11,46

Especímenes	Hmdp2	Hmdp4	Hmdm1	Hmdm2	LCm3	LSD	LSM
IPS10092	19,16	21,98	24,87	27,72			
IPS24120	24,16	23,93	27,52		98,72	66,96	53,47
IPS24751		25,68	29,55	31,32	93,81*	58,49	47,7

Tabla 22. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior e inferior, y de las hemimandíbulas de Hemicyonidae del yacimiento de els Casots. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

Discusión

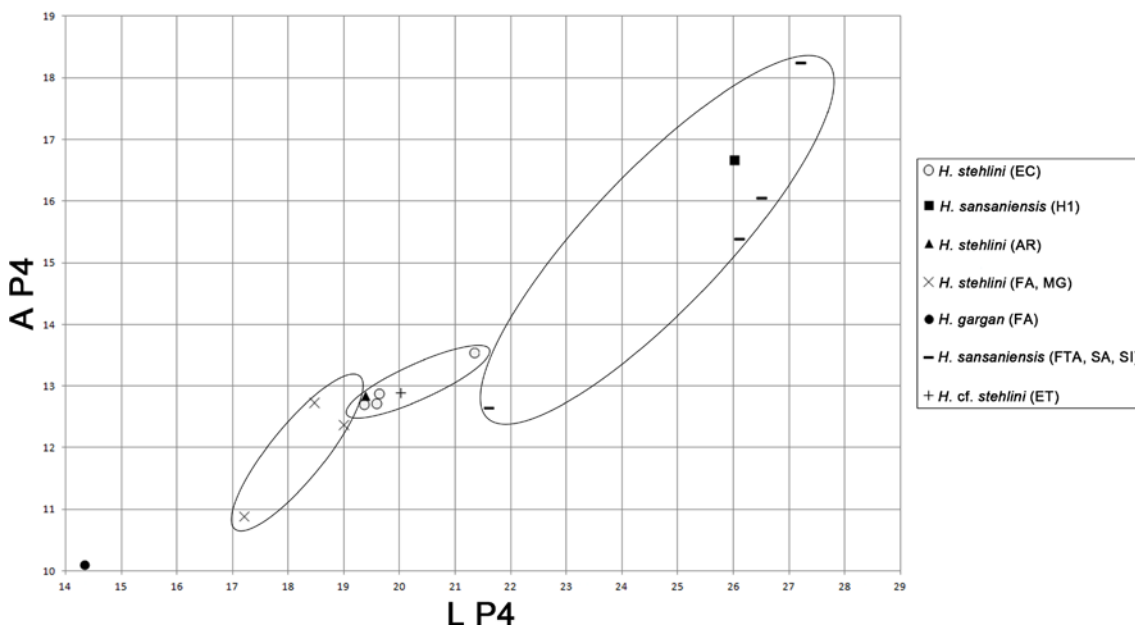
La dentición superior pertenece a varios individuos de hemiciónidos, ya que el protocono del P4 ocupa una posición media con respecto al paracono, la superficie oclusal de los molares es muy alargada y estrecha, y en IPS10071 no hay M3. En *Phoberocyon*, el P4 también tiene el lado mesolabial del paracono muy abombado, pero el protocono es más alargado y se proyecta en sentido distal. Este género puede presentar un parastilo muy poco desarrollado como en IPS94253, pero se presenta en forma de una crista pequeña. Los molares de este taxón tienen caracteres que recuerdan a los estudiados como, el extremo mesolingual poco desarrollado del M1, un protocono grácil en M1 y M2, y una rama distal de la crista media grácil en M2. Sin embargo, el M1 de *Phoberocyon* difiere por tener un protocono más alto, un metacónulo más bajo y grácil, y un lado distal bastante inclinado en sentido mesial.

Los ejemplares de els Casots se diferencian de *Plithocyon* por: el M1 tiene un protocono más bajo y grácil, el metacónulo de IPS24127 es más alto y el lado distal es prácticamente perpendicular al lado labial; y el M2 presenta un protocono más bajo y en IPS24126 e IPS10089 la rama distal de la crista media es mucho más grácil. El lado mesolabial del paracono del P4 está mucho más abombado que en el holotipo de *Pl. armagnacensis* de Sansan (MN6), pero es similar a *Pl. barstowensis* de Barstow (MN5) y a *Pl. bruneti* de Faluns d'Anjou (MN3). Con este último también comparte la proyección en sentido mesial del protocono del P4 y un parastilo poco desarrollado como en IPS94253, pero la talla de este taxón es significativamente menor. A pesar de las diferencias en el M1, *Plithocyon* también tiene el extremo mesolingual poco desarrollado. El protocono del M2 de *Pl. armagnacensis* es

más robusto, mientras que en el diente de La Retama (MN5) (MNCN 73197) y en *Pl. barstowensis* es grácil, como en los estudiados.

Por otro lado, los caracteres de la dentición superior de els Casots recuerdan bastante a *Hemicyon*. En *H. sansaniensis*, el P4 se diferencia de los estudiados en tener un protocono con un sentido de proyección distal, pero el ejemplar de La Retama (MNCN 73199) es el primero atribuido a esta especie con esta cúspide proyectada en sentido mesial. Sin embargo, este sentido de proyección es constante en *H. stehlini*, al igual que el acortamiento del protocono y su proyección lingual moderada. No obstante, IPS94253 muestra un parastilo reducido que no se ha observado en formas atribuidas a *H. stehlini* como las de Artesilla (MN4) y El Terrero (MN5). El patrón de robustez y altura de las cúspides o de las ramas de la crista media en M1 y M2 es similar en *H. sansaniensis* y *H. stehlini*, pero la morfología del M1 basada en un extremo mesolingual poco desarrollado y un lado distal prácticamente perpendicular al lado labial recuerdan a *H. stehlini*. La talla de los dientes de els Casots también es más cercana a la de este taxón (Fig. 97).

La presencia de una fosa premasetérica en IPS10092, IPS24120 e IPS24751 es característica de hemiciónidos y su extensión rostral hasta el m1 los diferencian de la prolongación hasta el m2 en *Phoberocyon*. La dentición de estos tres ejemplares y los molares aislados también difieren de este género en: los premolares de IPS10092 carecen de cúspide distal accesoria; los m1 presentan una muralla lingual del talónido más alta, la cuenca del talónido se inclina en sentido distal, y la constricción labial entre el protocónido y el hipocónido es más débil; el hipocónido del m1 de IPS24120 es más bajo y se sitúa en posición mesial; las cúspides linguales del talónido de m1 de IPS10092 e IPS10095 son más bajas, y la mesial es más grande y más alta que la distal; en el m2 IPS10100 el paracónido está mucho más reducido; el hipocónido del m2 es más bajo (IPS24120, IPS10100), grácil (IPS10092, IPS10100) y se sitúa en posición distal (IPS24120, IPS10100); y las cúspides linguales del talónido de m2 son más bajas (IPS24120, IPS10100).



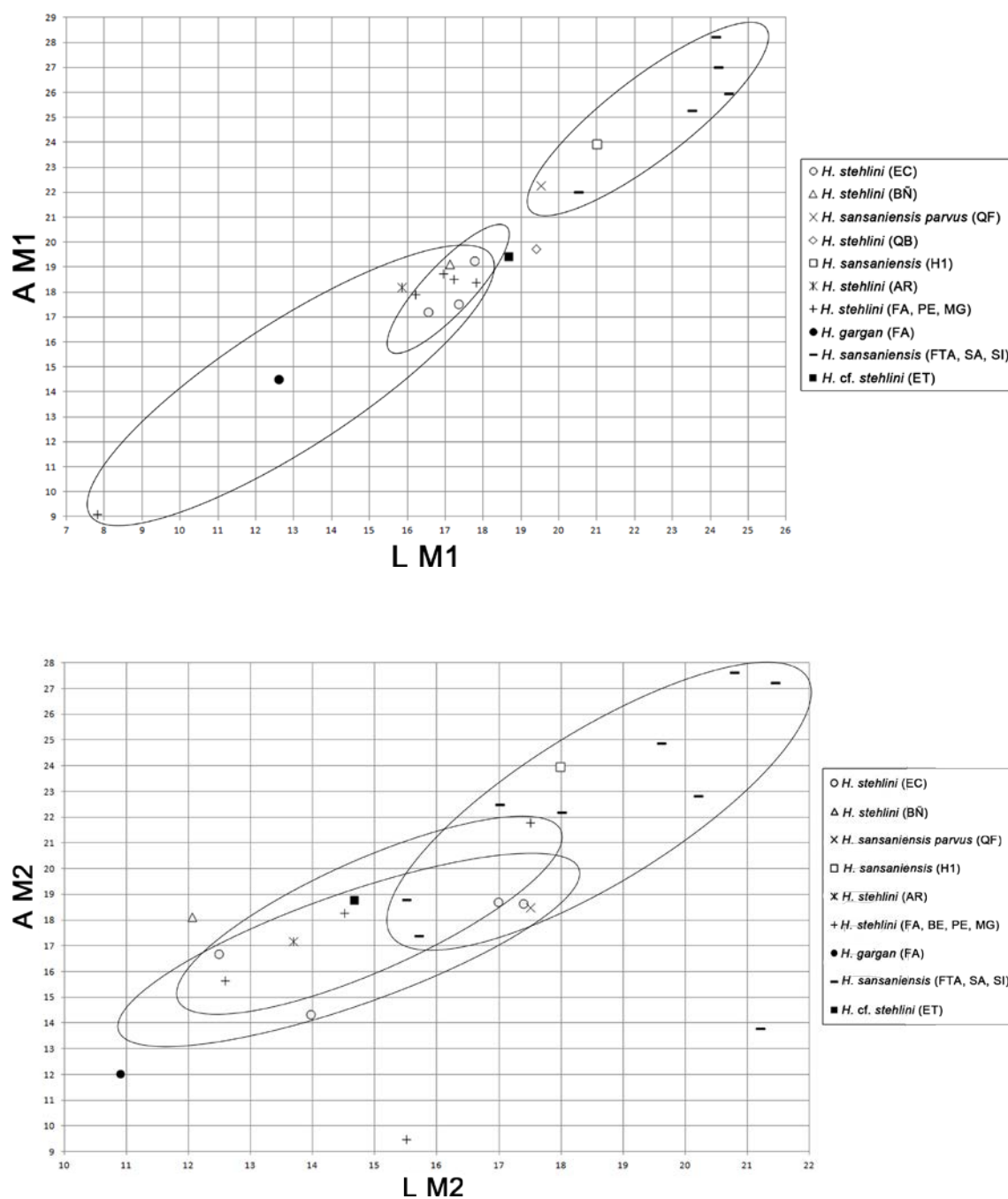


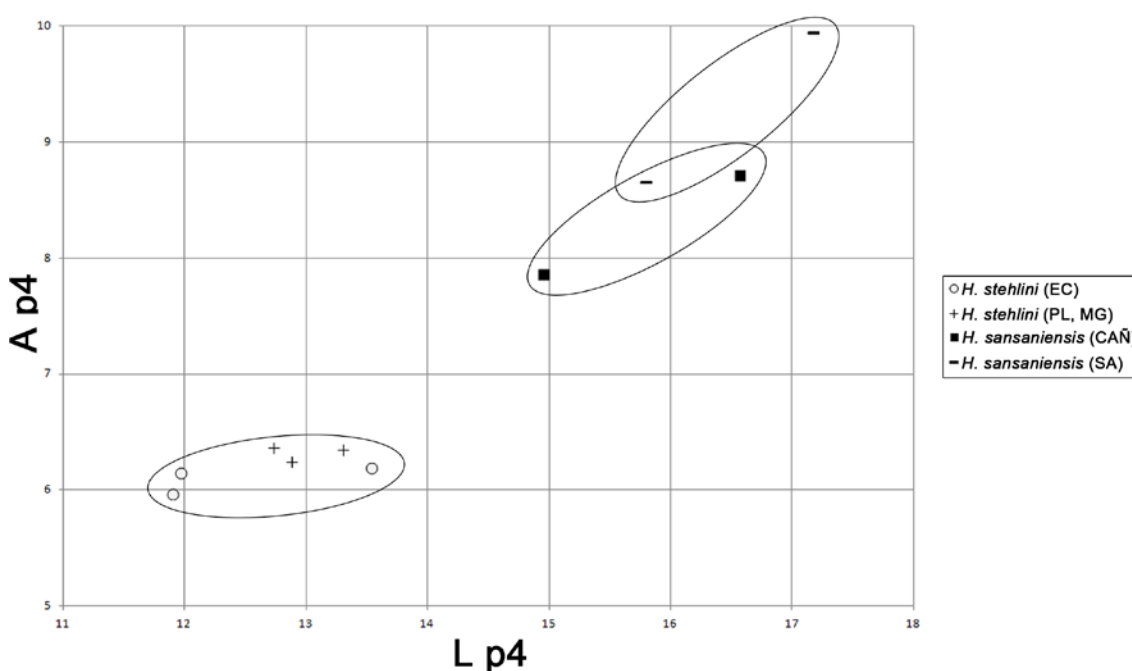
Fig. 97. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de els Casots. Abreviaturas: AR, Artesilla; BE, Bézian; BÑ, Buñol; EC, Els Casots; ET, El Terrero; FA, Faluns d'Anjou; FTA, Faluns de Touraine y d'Anjou; H1, Henares 1; MG, Montréal du Gers; PE, Pellecahus; QB, Quinta da Barbacena; QF, Quinta da Farinheira; SA, Sansan; SI, Simorre. Medidas empleadas en la Tabla S24 (ver material suplementario).

Las tres hemimandíbulas pueden ser descartadas de *Plithocyon* por el contorno más elíptico del p4. El p4 de IPS10092 también se diferencia del de MNCN 73200 de La Retama y de *Pl. barstowensis* (ej; AMNH FM 20813), por la ausencia de una cúspide distal accesoria. Los molares de IPS10092 e IPS24120 y los aislados también difieren de este género por: el m1

tiene un hipocónido y unas cúspides linguales del talónido más bajas; en m2 el hipocónido es más bajo, grácil y las cúspides linguales del talónido son más bajas.

El hipocónido grácil del m1 de IPS10092 e IPS10095 difiere de *Pl. bruneti*, los holotipos de *Pl. antunesi* de Olival da Suzana (MN5, Vb) y de *Pl. armagnacensis*, y el individuo de Arroyo del Val (MN6) (MNCN 73141, MNCN 73142), pero *Pl. barstowensis* y el molar de *Pl. armagnacensis* de Paracuellos 5 (MN6) (MNCN 73186) comparten esta gracilidad. La constricción labial débil vista en los m1 estudiados recuerda a *Pl. armagnacensis*, Arroyo del Val, Paracuellos 5, *Pl. antunesi* y a *Pl. barstowensis*, pero en *Pl. bruneti* y en el ejemplar de La Retama (MNCN 73196) hay una mayor constricción. El paracónido del m2 de IPS10100 es igual de reducido que en *Plithocyon*, a excepción del mayor desarrollo que presenta en *Pl. bruneti*. El protocónido de este molar en IPS24120 e IPS10100 es más alto que en *Pl. bruneti* y la cuenca del talónido se inclina en sentido mesial (IPS24120, IPS10100), como en *Pl. bruneti*, Arroyo del Val y *Pl. barstowensis*.

La morfología de los dientes de els Casots recuerda bastante a *Hemicyon*, pero dentro de este género se diferencian de *H. sansaniensis* por tener un m2 con el protocónido e hipocónido más bajos y una cuenca del talónido inclinada en sentido mesial. Sin embargo, estos caracteres se asemejan más a *H. stehlini*, aunque en este taxón la cuenca del talónido de m2 también puede inclinarse en sentido distal y el p4 del holotipo de Pontlevoy (MN5) (No.969) presenta una cúspide distal muy reducida. Esta cúspide siempre está presente en *Phoberocyon*, mientras que en los ejemplares atribuidos a *Plithocyon* aparece ocasionalmente y con un menor desarrollo, más parecido a No.969. La inestabilidad de este carácter en *Plithocyon*, seguramente se explique por una variabilidad a nivel de individuo, que podría ser aplicada en *H. stehlini*. Teniendo en cuenta esto, la similitud morfológica de la dentición estudiada y su proximidad en la talla con este taxón (Fig. 98), han permitido considerarla como *H. stehlini*.



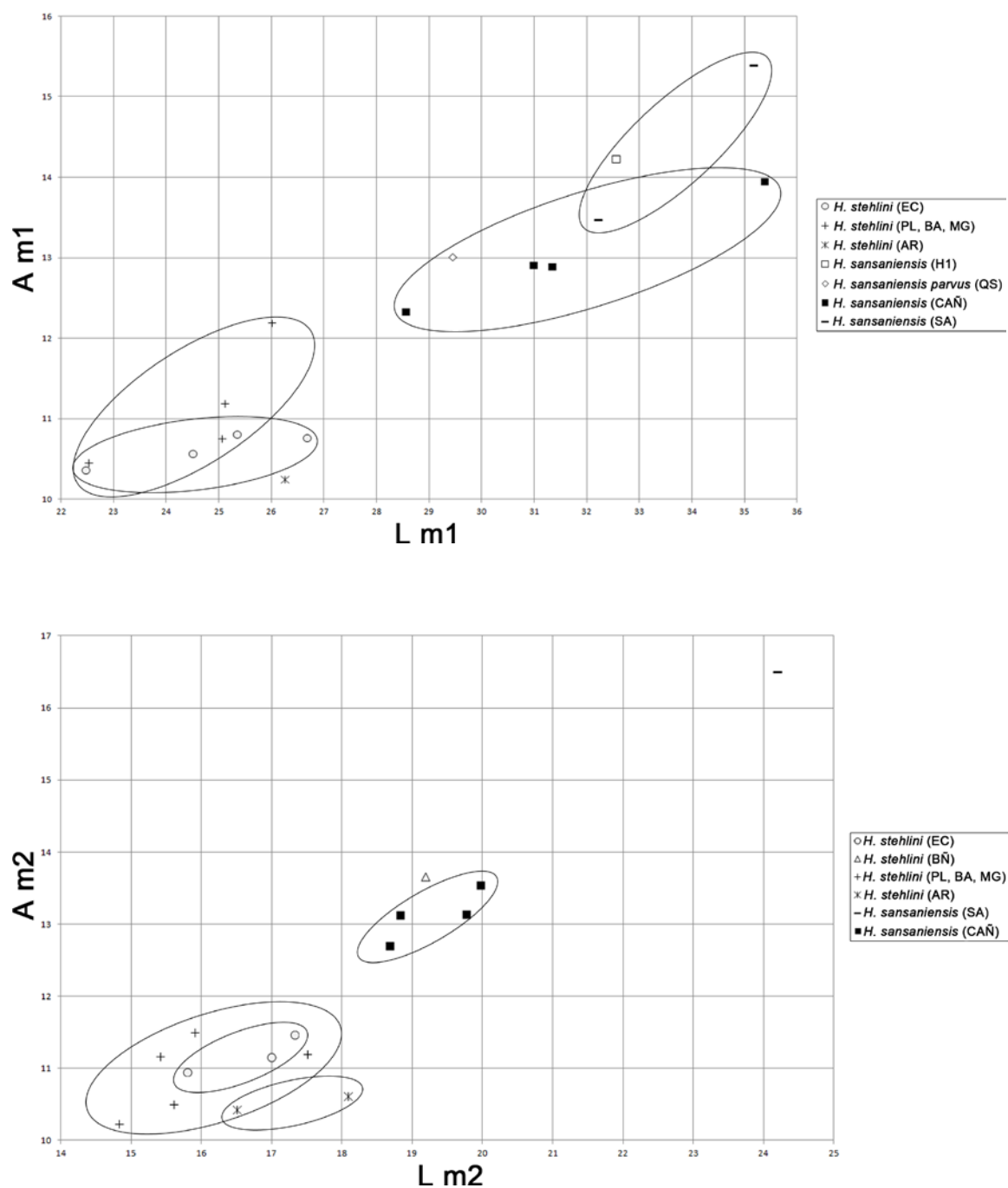


Fig. 98. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de els Casots. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **BA**, Baigneaux; **BÑ**, Buñol; **CAÑ**, El Cañaveral; **EC**, Els Casots; **H1**, Henares 1; **MG**, Montréal du Gers; **PL**, Pontlevoy; **QS**, Quinta da Silvéria; **SA**, Sansan Medidas empleadas en la Tabla S25 (ver material suplementario).

Género *Plithocyon* Ginsburg, 1955

Plithocyon cf. *barstowensis* (Frick, 1926)

Yacimiento: Els Casots, Barcelona

Edad: MN4 (zona local Ca, Aragoniense inferior, Mioceno inferior)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: IPS10097: fragmento de hemimandíbula izquierda con m1. Individuo adulto. IPS10098: fragmento de hemimandíbula izquierda con m1. Individuo adulto. **Dentición inferior aislada: m2:** IPS10146 (dcho.). Medidas realizadas en la Tabla 23.

Descripción

Fragmentos de hemimandíbula [IPS10097 (Fig. 99.1), IPS10098 (Fig. 99.2)]: la rama horizontal de IPS10098 está mejor conservada y su perfil es curvado. En ambos ejemplares, la rama horizontal es baja y su borde ventral es estrecho y convexo. En IPS10098, el m1 está acompañado de dos alveolos para el p4. En vista lateral, este ejemplar presenta un foramen mentoniano grande a la altura del alveolo mesial del p4 y en la región caudal destaca parte de una fosa premasetérica cuya extensión rostral se desconoce. El borde ventral que rodea a la fosa es estrecho y está poco proyectado lateralmente.

El m1 es un diente alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El esmalte de IPS10097 está mucho peor conservado que IPS10098. El extremo mesial es más estrecho que el distal, y este último presenta una faceta pequeña para el trigónido del m2 en IPS10098. En el lado meso- y distolabial de IPS10098 hay un cóngulo bien definido, que gana importancia hacia la región distal. En este punto, el cóngulo está poco proyectado distalmente. En ambos dientes, el protocónido es la cúspide más grande y más alta, seguida del paracónido y del metacónido. En el lado mesial del protocónido hay una crístida, peor conservada en IPS10098, y que desciende hacia una hendidura profunda que separa a esta cúspide del paracónido. Por la ladera distal del protocónido desciende otra crístida que se enfrenta en una hendidura más pequeña, con la crístida mesial del metacónido. La ladera mesial del paracónido está inclinada distalmente, mientras que su ápice apunta en sentido opuesto. Del paracónido de IPS10098 desciende una crístida distal y otra mesial. En vista oclusal, el paracónido se gira ligeramente hacia el lado lingual, formando un recorrido sigmoidal con las cúspides del trigónido y las linguales del talónido. El metacónido está bastante desarrollado y se sitúa en posición distal, con respecto al protocónido. El trigónido es más largo que el talónido [IPS10097 (Ltri=20,18 mm; Ltal=10,89 mm), IPS10098 (Ltri=19,40 mm; Ltal=9,52 mm)]. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido alto, grácil en IPS10098, y se sitúa en posición mesial con respecto al borde distal del diente. En ambos dientes la crístida mesial del hipocónido queda interrumpida por su deterioro, en un punto previo a la ladera distal del protocónido y en IPS10098 la crístida distal del hipocónido cierra a la cuenca somera, al unirse con la crístida distal del entoconúlido. En la crístida distal del hipocónido de IPS10098 hay una cúspide pequeña y la cuenca se inclina en sentido distal. En el lado labial de este ejemplar, entre el protocónido y el hipocónido, la constricción es muy débil y destaca una faceta de desgaste grande. La muralla lingual es alta y sobre ella se observan dos cúspides altas. En IPS10097 la mesial o entocónido está más

deteriorada que la distal o entoconúlido, mientras que en IPS10098 esta última es la que peor se conserva. No obstante, la cúspide mesial es más grande y más alta que la distal.

Dentición inferior aislada:

m2 (IPS10146) (Fig. 96.2): es alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El lado labial está más tendido que el lingual y su esmalte está mejor conservado. El extremo distal del diente está roto. El protocónido es más alto que el metacónido y este último, está ligeramente desplazado hacia la región distal, con respecto al primero. La crístida lingual del protocónido se enfrenta con la labial del metacónido en una pequeña hendidura central, dividiendo al diente en dos cuencas someras. Las crístidas mesiales de ambas cúspides cierran a la cuenca del trigónido. En el extremo mesial de esta cuenca hay un paracónido reducido. Esta cúspide está acompañada de, al menos, otras tres: dos en el borde mesolabial, donde la más grande es la más cercana al paracónido y otra pequeña en la crístida mesial del metacónido. Las laderas distales de ambas cúspides están muy deterioradas, pero en la del protocónido aún se conserva parte de una crístida. Esta se interrumpe por una fractura que afecta a las partes labial, media y lingual del talónido. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido alto. Sus laderas mesial y lingual están deterioradas, y la crístida distal cierra a la cuenca del talónido en su unión con la crístida lingual. La cuenca se inclina en sentido mesial. En el lado lingual se observan dos cúspides muy corroidas. Bajo la corona, las raíces están muy mal conservadas.

Especímenes	m1	m2	Hmdm1
IPS10097 (i)	28,20 x 11,66		23,9
IPS10098 (i)	27,80 x 11,75		24,21
IPS10146 (d)		x 12,25	

Tabla 23. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición inferior y de las hemimandíbulas de Hemicyonidae del yacimiento de els Casots. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo.

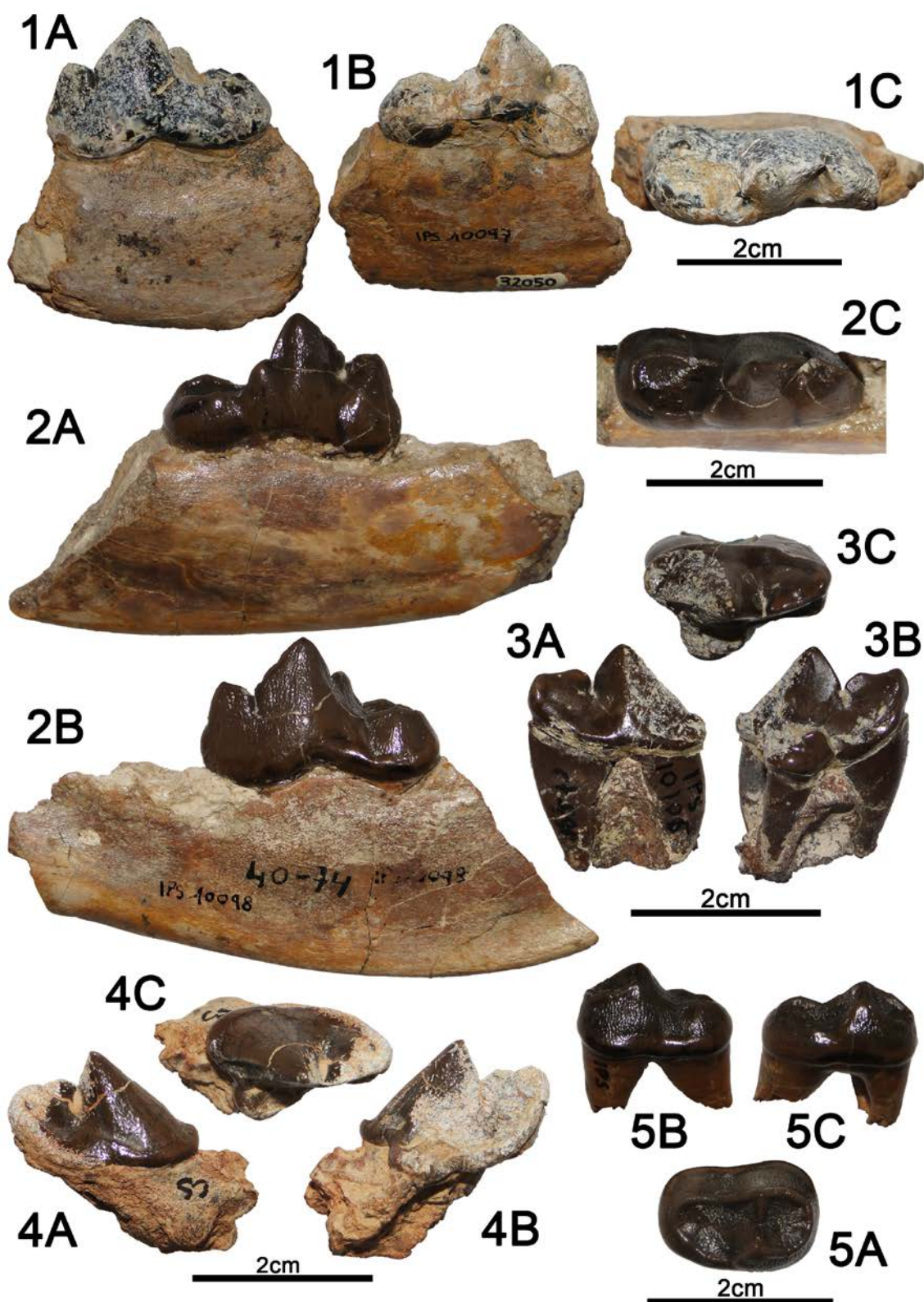


Fig. 99. Restos fósiles de els Casots (Subirats). 1, IPS10097, fragmento de hemimandíbula izquierda de *Plithocyon* cf. *barstowensis*: 1A, vista labial; 1B, vista lingual; 1C, vista oclusal. 2, IPS10098, fragmento de hemimandíbula izquierda de *Plithocyon* cf. *barstowensis*: 2A, vista lingual; 2B, vista labial; 2C, vista oclusal. 3, IPS10106, P4 izquierdo de *Hemicyon stehlini*: 3A, vista labial; 3B, vista lingual; 3C, vista oclusal. 4, IPS94253, P4 izquierdo de *Hemicyon stehlini*: 4A, vista labial; 4B, vista lingual; 4C, vista oclusal. 5, IPS10106, P4 izquierdo de *Hemicyon stehlini*: 5A, vista labial; 5B, vista lingual; 5C, vista oclusal.

oclusal. **5**, IPS10100, m2 izquierdo de *Hemicyon stehlini*: **5A**, vista oclusal; **5B**, vista labial; **5C**, vista lingual.

Discusión

El escaso desarrollo del metacónido en IPS10097 e IPS10098 y la presencia de una fosa premasetéica en IPS10098, permiten considerarlos como hemiciónidos. Difieren de *Phoberocyon* por tener: un hipocónido en posición mesial; una muralla lingual del talónido más alta; un entocónido más grande y más alto que el entoconúlido; una cuenca inclinada en sentido distal en IPS10098; y una constricción labial muy débil en IPS10098. Estos caracteres, junto con la altura importante del hipocónido y de las cúspides linguales del talónido, recuerdan a *Plithocyon*. Dentro de este género, *Pl. bruneti* tiene una mayor constricción labial, el hipocónido es más robusto que en IPS10098, la cuenca del talónido puede inclinarse en sentido mesial o distal, el entocónido puede ser más pequeño que el entoconúlido, y la talla es significativamente menor (Fig. 100). En los m1 del holotipo de *Pl. armagnacensis* de Sansan (MN6), las hemimandíbulas de Arroyo del Val (MN6) (MNCN 73141, MNCN 73142) y la hemimandíbula con p4-m2 de Olival da Suzana (MN5, Vb) la constricción es menor o presentan una protuberancia importante entre el protocónido y el hipocónido, y este último es más robusto. Los m1 de Arroyo del Val y Olival da Suzana son más anchos, pero sus longitudes son cercanas a las de los dos dientes estudiados, mientras que el holotipo de *Pl. armagnacensis* es mucho más grande (Fig. 100). Los ejemplares de La Retama (MN5), considerados como *Plithocyon conquense* (MNCN 73198, MNCN 73196, MNCN 73200), tienen una talla próxima a los de els Casots (Fig. 100) y la única diferencia observada ha sido una mayor constricción labial en MNCN 73196. Por otro lado, la morfología del holotipo de *Pl. barstowensis* (AMNH FM 20810) es bastante similar, aunque en algún ejemplar también se ha observado la protuberancia labial comentada. Las tallas de IPS10097 e IPS10098 también son cercanas a las de este taxón (Fig. 100), por lo que se han considerado como *Plithocyon cf. barstowensis*.

El ejemplar IPS10146 tiene una morfología similar a la de los otros m2 de els Casots, por lo que se le ha considerado perteneciente a un hemiciónido. Su hipocónido alto y la inclinación de la cuenca del talónido en sentido mesial recuerdan a *Phoberocyon*, pero el paracónido es mucho más reducido que en este género. Este último carácter permite relacionarlo más con *Hemicyon* y *Plithocyon*. Dentro de *Hemicyon*, la inclinación en sentido mesial de la cuenca sólo se ha observado en *H. stehlini*, pero la altura del hipocónido es más parecida a la de *H. sansaniensis*. La combinación de estos caracteres en un m2 sólo se ha visto en *Pl. barstowensis*. La falta de más caracteres observables en el diente estudiado, sólo permite clasificarlo como *Plithocyon cf. barstowensis*.

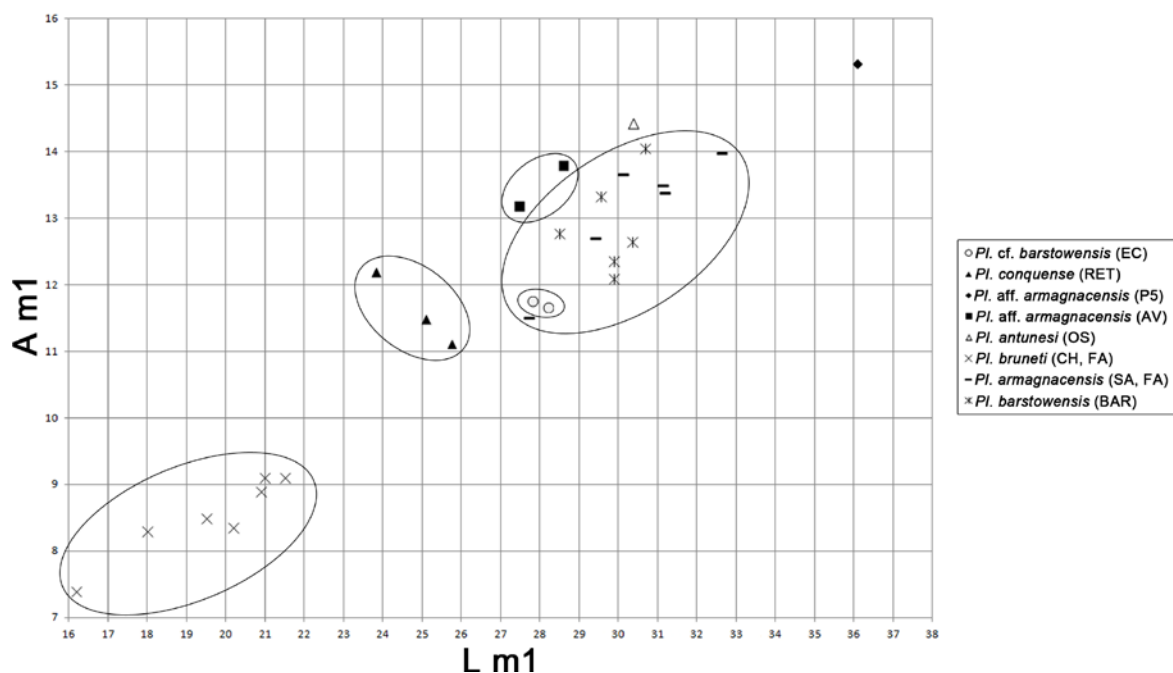


Fig. 100. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de els Casots. Abreviaturas: **AV**, Arroyo del Val; **BAR**, Barstow; **CH**, Chitenay; **EC**, Els Casots; **FA**, Faluns d'Anjou; **OS**, Olival da Suzana; **P5**, Paracuellos 5; **RET**, La Retama; **SA**, Sansan. Medidas empleadas en la Tabla S26 (ver material suplementario).

Hemicyoninae indet.

Yacimiento: Els Casots, Barcelona

Edad: MN4 (zona local Ca, Aragoniense inferior, Mioceno inferior)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: IPS10094: fragmento de hemimandíbula derecha con p4-m1. Individuo adulto. **Dentición inferior aislada: m2:** IPS10099 (dcho.). Medidas realizadas en la Tabla 24.

Descripción

Fragmento de hemimandíbula (IPS10094) (Fig. 92.2): la rama horizontal es baja, su borde ventral es estrecho y convexo, y en la región laterocaudal destaca el extremo rostral de la fosa premasetéica, que se extiende hasta el m1.

El p4 es un diente alargado según el eje mesodistal. El lado labial está más abombado que el lingual, y el esmalte en este último está mucho peor conservado. Su cúspide principal está muy deteriorada, al igual que sus lados mesial y distal.

El m1 es alargado y elíptico mesodistalmente. El extremo mesial es estrecho y redondeado, mientras que el distal es más amplio y su redondez está interrumpida por una faceta grande para el trigónido del m2. El esmalte del lado labial está más corroído que en el lingual y gran parte de la zona mesolingual está fracturada y desplazada. El protocónido es la cúspide más grande y más alta. La ladera mesial del protocónido y todo el paracónido están muy mal conservados, y entre ambos destaca una hendidura profunda. En vista oclusal, el paracónido se gira ligeramente hacia el lado lingual, formando un recorrido sigmoidal con las otras dos cúspides del trigónido. El metacónido está bastante desarrollado y se sitúa en posición distal, con respecto al protocónido. El trigónido es más largo que el talónido (Ltri= 17,62 mm; Ltal=9,18 mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido situado en posición mesial, con respecto al extremo distal del diente. Su crístida mesial está muy mal conservada y el deterioro de la región distal del talónido, interrumpe su posible unión con la crístida lingual. La cuenca es somera y se inclina en sentido distal. La muralla lingual del talónido es alta y sobre ella, la crístida está deteriorada.

Dentición inferior aislada:

m2 (IPS10099) (Fig. 96.3): es alargado y elíptico mesodistalmente. El lado labial está mucho más tendido que el lingual. En el extremo mesial hay una faceta grande y triangular para el talónido del m1. El protocónido y el metacónido tienen facetas de desgaste grandes e inclinadas en sentido distal. El protocónido es más grande que el metacónido, y este último está un poco desplazado distalmente con respecto al protocónido. La crístida labial del metacónido y la lingual del protocónido se enfrentan en una pequeña hendidura central, dividiendo al diente en dos cuencas someras. De las dos cúspides también descienden una crístida mesial y otra distal, con ambas peor conservadas en el metacónido. Las crístidas mesiales cierran a la cuenca del trigónido y en la parte mesolingual de la crístida formada, hay un paracónido reducido y un poco deteriorado. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido grácil y mal conservado, cuya crístida mesial contacta con la distal del protocónido y su crístida distal queda interrumpida por el desgaste de la crístida lingual. La cuenca se inclina en sentido mesial. La muralla lingual es alta y sobre ella se observa una cúspide mesial, que está atravesada por una franja de desgaste del esmalte. Bajo la corona, la raíz mesial está mejor conservada que la distal.

Especímenes	p4	m1	m2	Hmdm1
IPS10094 (d)	12,71 x 6,23	24,43 x 10,09		29,45
IPS10099 (d)			16,01 x 11,07	

Tabla 24. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición inferior y de la hemimandíbula de Hemicyonidae del yacimiento de els Casots. Abreviaturas: **d**, lado derecho.

Discusión

IPS10094 tiene un m1 con un metacónido poco desarrollado y conserva parte de una fosa premasetérica, que le permiten considerarlo como un hemiciónido. Esta fosa se extiende rostralmente hasta el m1, lo que le diferencia de *Phoberocyon*. También difiere de este por tener un m1 con una muralla lingual del talónido más alta, un hipocónido situado en posición mesial, con respecto la crístida distal del talónido, y una cuenca del talónido inclinada en sentido distal. Estos caracteres también son compartidos con *Zaragocyon*, *Hemicyon*, *Dinocyon* y *Plithocyon*. En *Dinocyon* también hay ejemplares con la muralla lingual del m1 baja [ej; MNCN 73147 y MNCN 73146 de La Barranca (MN6)] y en *Plithocyon bruneti* la cuenca del m1 puede inclinarse en sentido mesial. Las tallas del p4 y m1 estudiados son más grandes que *Zaragocyon*, y la talla del m1 es mucho más pequeña que *Dinocyon*. Por otro lado, la falta de más caracteres observables en el p4 y m1 hace muy complicado la distinción entre *Hemicyon* y *Plithocyon*, considerando a este ejemplar como Hemicyoninae indet.

El ejemplar IPS10099 se ha considerado como un hemiciónido por tener una morfología bastante similar a la de otros dientes homólogos estudiados en els Casots. Se diferencia de *Phoberocyon* y de *Dinocyon* por tener un paracónido mucho más reducido y un hipocónido grácil. La talla de este m2 también es más pequeña que *Dinocyon*. El escaso desarrollo del paracónido y la muralla lingual del talónido alta recuerdan a *Zaragocyon*, *Plithocyon* y *Hemicyon*. Sin embargo, difiere de *Zaragocyon*, del holotipo de *Plithocyon armagnacensis* de Sansan (MN6) y de la hemimandíbula con p4-m2 de Olival da Suzana (MN5, Vb), atribuida a *Plithocyon*, por tener un hipocónido más grácil. La talla de IPS10099 es mucho mayor que la de *Zaragocyon* y menor que la de *Pl. armagnacensis* y la del ejemplar de Olival da Suzana. Por otro lado, la talla es cercana a las de los ejemplares de La Retama (MN5) (MNCN 73196, MNCN 73200), considerados como *Plithocyon*, y a *Pl. barstowensis* de Barstow (MN5). Además, las morfologías de estos no permiten hacer distinciones con el molar estudiado. Comparte con *Hemicyon* el tener un hipocónido grácil, pero *H. sansaniensis* tiene la cuenca del talónido inclinada en sentido distal, mientras que en *H. stehlini* puede inclinarse en sentido distal ó mesial como en IPS10099. El rango de variación de la talla de este último taxón incluye a IPS10099. A pesar de las semejanzas que presenta con *H. stehlini*, el diente de els Casots no puede descartarse totalmente de *Plithocyon*, por lo que se ha clasificado como Hemicyoninae indet.

Hemicyonidae indet.

Yacimientos: Els Casots y Can Marcet

Yacimiento: Els Casots, Barcelona

Edad: MN4 (zona local Ca, Aragoniense inferior, Mioceno inferior)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: IPS24119: cráneo con basicráneo mal conservado. Consta de C y P4-M2 en lado derecho. **Dentición superior aislada: P4:** IPS10073 (dcho.). Medidas (en mm): M2 (IPS24119)=14,17 x 19,59; P4 (IPS10073)=19,65 x 12,96

Descripción

Cráneo (IPS24119) (Fig. 101.1): el cráneo presenta un alto grado de fracturación y deformación. Sólo se reconoce un fragmento grande del hueso parietal derecho y en la serie dental, el C y P4-M2 derechos. Estos dientes también están mal conservados.

El P4 es alargado y elíptico mesodistalmente. Destaca un paracono grande, cuyo extremo mesial está roto y no conserva el protocono. El lado labial y mesial del M1 son las zonas peor conservadas y en el resto del diente no hay estructuras reconocibles.

El M2 es subrectangular y su contorno es arriñonado. El paracono es mucho más grande que el metacono y este último está bastante desplazado hacia la región lingual, con respecto al paracono. Este desplazamiento genera una fuerte inclinación del lado labial, en sentido distal.

Dentición superior aislada:

P4 (IPS10073) (Fig. 101.2): en el fragmento óseo en el que inserta el diente no se reconoce ninguna estructura. Es un diente alargado según el eje mesodistal y subtriangular. El esmalte de la zona mesolabial y distal está muy corroído, el extremo mesial está muy deteriorado y la parte mesial del protocono está rota. El lado labial es abombado y el lingual más aplanado. En la región distolabial y distolingual se observa un cóngulo bien definido, y el último presenta una faceta de desgaste grande. En el extremo distal destaca otra faceta importante para el M1. El paracono es la cúspide más grande y más alta, seguida del metastilo y del protocono. Del paracono desciende una crista mesial, otra distal que se enfrenta a la crista mesial del metastilo en una hendidura profunda y una tercera crista mesolingual. Del metastilo desciende una segunda crista distal. Por la hendidura paracono-metastilo pasa una fractura que se extiende por los lados labial y lingual, y en el lado lingual de ambas cúspides destacan unas facetas de desgaste grandes. El protocono ocupa una posición media, con respecto al paracono, es moderadamente alto y está moderadamente proyectado. Bajo la corona, la raíz mesial está más corroída en su lado labial que la raíz distal y la lingual está incluida en el fragmento de maxilar.

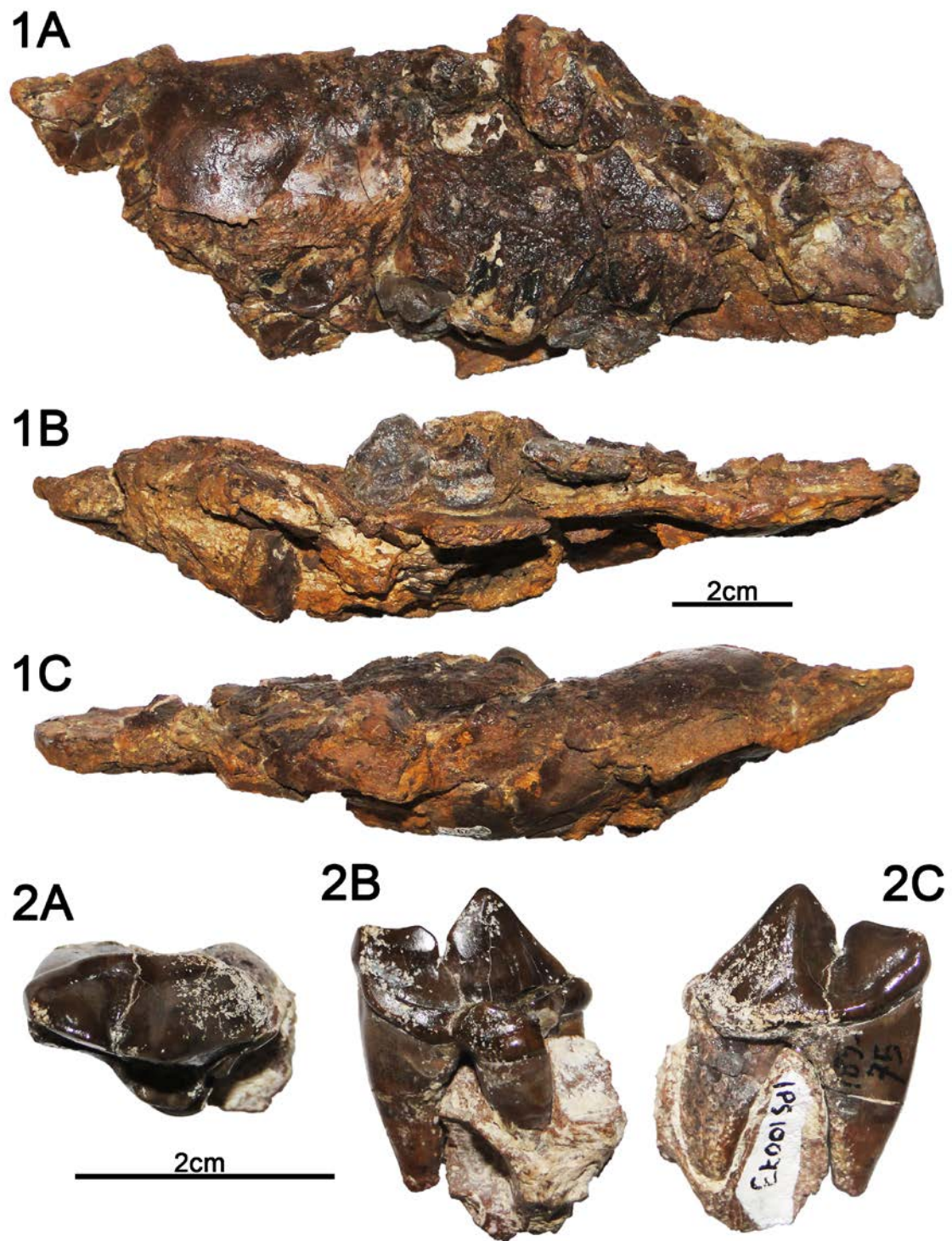


Fig. 101. Restos fósiles de Hemicyonidae indet. de els Casots (Subirats). 1, IPS24119, cráneo con basicráneo: 1A, vista lateral; 1B, vista ventral; 1C, vista dorsal. 2, IPS10073, P4 derecho: 2A, vista oclusal; 2B, vista lingual; 2C, vista labial.

Hemicyonidae indet.

1944-*Pseudocyon sansaniensis* Lartet. Villalta y Crusafont, Fig.1

1998-*Hemicyon goeriachensis* (Toula). Ginsburg y Morales, Pág.101

Yacimiento: Can Marcet (= Hostalets de Pierola), Barcelona

Edad: MN6 ó MN7/8 (zona local G, Aragoniense superior, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición superior aislada: M2: IPS16447 (VP 353) (izdo.). Medidas (en mm): M2=17,3 x 24,4

Descripción

M2 (IPS16447) (Fig. 102): es un diente subrectangular y con un contorno arriñonado. En el lado labial destaca un cíngulo bastante desarrollado, que rodea a un paracono mucho más grande y más alto que el metacono. Ambas cúspides son cónicas, están separadas por una marcada hendidura central y el metacono está bastante desplazado distalmente, con respecto al paracono. Este desplazamiento genera una fuerte inclinación del lado labial en sentido distal, con una concavidad importante entre las dos cúspides. Los ápices del paracono y del metacono tienen una faceta de desgaste pequeña, donde la faceta del paracono está inclinada en sentido distolingual y la del metacono en sentido distolabial. De cada ápice desciende una crista mesial y otra distal, dos de ellas se enfrentan en la hendidura central y las otras dos se unen con el cíngulo labial. En el lado lingual de la base del metacono hay una tercera crista, que se une prácticamente perpendicular a la crista media. La crista media está muy deteriorada. Su rama mesial forma un arco grande, en su ascenso hacia el lado mesolabial y el desgaste de la zona distal pudo haber borrado el trazo de la rama opuesta. La mayor parte del lado mesial, y sobretodo, el lado distal y la región lingual también están muy mal conservados. En el extremo mesolingual se conserva una pequeña porción de un cíngulo muy desarrollado. Bajo la corona se observan las raíces mesial, distal y lingual, donde está última es mucho más robusta y es la que mejor se conserva.

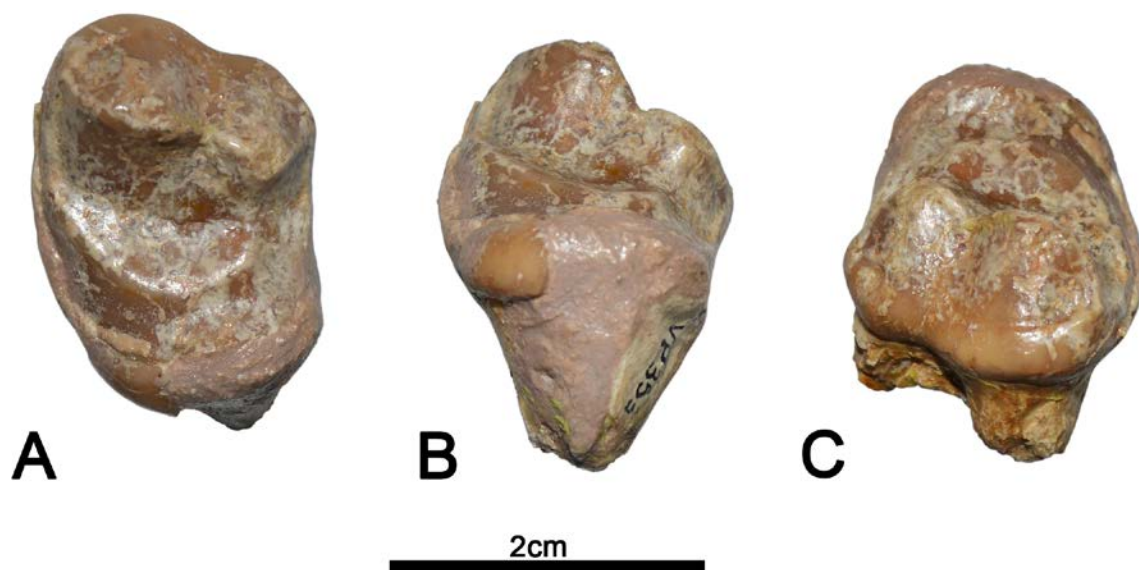


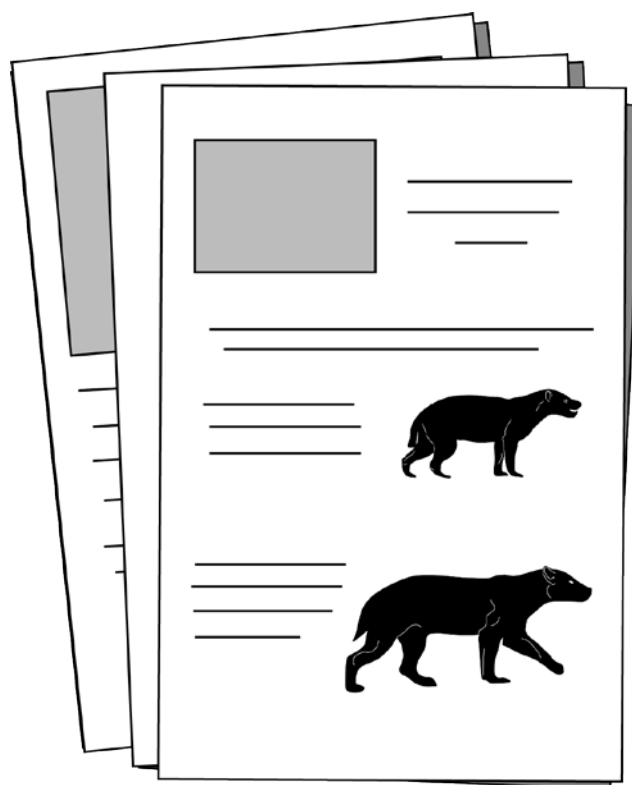
Fig. 102. Dentición superior aislada de Hemicyonidae indet. de Can Marcet (Barcelona). IPS16447, M2 izquierdo: **A**, vista oclusal; **B**, vista lingual; **C**, vista labial.

Discusión

La posición media que ocupa el protocono de IPS10073, con respecto al paracono, junto con la marcada longitud mesodistal y el acortamiento labiolingual de los molares del cráneo IPS24119 y del M2 de Can Marcet, permiten considerarlos como hemiciónidos. La dentición de IPS24119 está muy mal conservada y no es posible profundizar en su clasificación. IPS10073 está mal conservado en el lado mesolabial y en el extremo mesial, dos zonas importantes en el estudio taxonómico de hemiciónidos. Además, el protocono moderadamente alto y moderadamente proyectado en este diente, también es compartido con *Hemicyon*, *Plithocyon* y *Phoberocyon*.

Los únicos caracteres que podrían servir para clasificar al molar de Can Marcet serían la altura y el grado de robustez del protocono y metacónulo, pero toda la crista media está deteriorada. Este diente fue atribuido a *Hemicyon goeriachensis* (Toula, 1884b) (MN6-8), sin embargo, esta especie es bastante problemática, ya que la dentición atribuida a ésta muestra morfologías similares a *Plithocyon* [ej; los M2 dchos. de Stätzling (T.D.1149) (Hürzeler, 1944, Fig. 7a) y (T.D. 1150) (Hürzeler, 1944, Fig. 7b) o el M2 dcho. de La Grive-Saint-Alban (MHNL LGR 1138) (Frick, 1926, Fig. 17)], a *Hemicyon* [ej; el maxilar tipo de Göriach (Hofmann, 1893, Pl. VI, Fig. 1), la hemimandíbula izda. tipo de Göriach (Hofmann, 1893, Pl. IV, Fig. 4; Hürzeler, 1944, Fig. 5), el maxilar de Steinheim (T.D. 1167) (Heizmann, 1973, Fig.10), el P4 dcho. de Georgensgmünd (T.D. 663) (Hürzeler, 1944, Fig. 9), el m1 dcho. de Stätzling (T.D. 1139) (Kuss, 1965, Fig. 18-20), el m1 dcho. de La Grive-Saint-Alban (MHNL LGR 1140) (Viret, 1951, Pág. 37) o el ejemplar de Can Marcet] o a *Dinocyon* [ej; el m2 izdo. de Göriach (Hofmann, 1893, Pl. IV, Fig. 5)]. Por lo que una revisión de la dentición superior e inferior de este taxón sería recomendable, sobre todo, para considerar válida o no a esta especie.

Material Suplementario



Taxon (Localidad)	Especímenes	P4	M1	M2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon stehlini</i> (Quinta da Barbacena)	s/n		19,39 x 19,72			
<i>Hemicyon sansaniensis parvus</i> (Quinta da Farinheira)	s/n		19,52 x 22,27	17,51 x 18,5		
<i>Hemicyon cf. stehlini</i> (El Terrero)	MNCN 73967	20,02 x 12,89				
<i>Hemicyon cf. stehlini</i> (El Terrero)	MNCN 73968		18,68 x 19,40			
<i>Hemicyon cf. stehlini</i> (El Terrero)	MNCN 73970			14,67 x 18,76		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16503	19,39 x 12,84	15,86 x 18,18	13,69 x 17,19		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bunol)	MCN BSC 4		17,12 x 19,11	12,06 x 18,12		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	M 4970	17,2 x 10,9				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	MD 13		17,8 x 18,4			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	s/n			14,5 x 18,3		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bézian)	Be 7402			17,5 x 21,8		Ginsburg y Bulot (1982)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pellicahus)	LRM 786		7,8 x 9,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pellicahus)	Coll. Bulot			15,5 x 9,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal du Gers)	NO 36		17,21 x 18,53			
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal du Gers)	BEON D3 165		16,94 x 18,74			
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal du Gers)	MHNT.PAL.2004.0.67.1(d)	18,45 x 12,74	16,2 x 17,9	12,58 x 15,67		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal du Gers)	MHNT.PAL.2004.0.67.1(i)	18,99 x 12,38				
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 6412	14,35 x 10,1	12,6 x 14,5	10,9 x 12	Holotipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Henares 1)	MNCN 49363	26,02 x 16,66	21 x 23,92	17,98 x 23,97		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 39	21,6 x 12,65				Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Fs 436		23,5 x 25,3			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4819		20,5 x 22			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Fs 2947			15,7 x 17,4		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 40			17 x 22,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 41			15,5 x 18,8		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 3861			18 x 22,2		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 242	26,5 x 16,06				
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	SAN 347	27,2 x 18,25	24,48 x 25,95	21,44 x 27,24		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SIM 1995 29		24,15 x 28,23	20,78 x 27,64		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 329		24,2 x 27			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 330			19,6 x 24,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SML 362			20,2 x 22,85		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SEP 149			21,2 x 13,8		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 328	26,1 x 15,4				Ginsburg y Morales (1998)

S24. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de els Casots. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo.

Taxon (Localidad)	Especímenes	p4	m1	m2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pontievoy)	No. 969	12,73 x 6,37	25,05 x 10,77	15,41 x 11,17	Holotipo	
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pontievoy)	Museum Paris FP 2640	13,3 x 6,35	25,1 x 11,2	15,9 x 11,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pontievoy)	Museum Paris FP 2282			15,6 x 10,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Baigneaux)	Bale S.O. 6728		26 x 12,2	17,5 x 11,2		Kuss (1965)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal du Gers)	MHNT.PAL.2004.0.67.2	12,88 x 6,25	22,51 x 10,46	14,82 x 10,23		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16504		26,25 x 10,25	16,5 x 10,43		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16505			18,08 x 10,61		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bunol)	MCN PaN 715			19,19 x 13,66		
<i>Hemicyon sansaniensis parvus</i> (Quinta da Silveira)	s/n		29,45 x 13,01			
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Henares 1)	MNCN 69482		32,56 x 14,23			
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (El Canaveral)	CAÑ-29		35,38 x 13,95			
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (El Canaveral)	CAÑ-71		30,98 x 12,91	19,97 x 13,54		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (El Canaveral)	CAÑ-1165b	14,95 x 7,86	31,34 x 12,89	19,77 x 13,13		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (El Canaveral)	CAÑ-73	16,57 x 8,72		18,82 x 13,12		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (El Canaveral)	CAÑ-68		28,55 x 12,33	18,67 x 12,69		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	SAN 348	17,17 x 9,95	35,16 x 15,4	24,19 x 16,5		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	MNHN.F.Sa 226	15,79 x 8,66	32,2 x 13,48		Holotipo	

S25. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de els Casots.

Taxón (Localidad)	Especímenes	m1	Notas	Referencias
<i>Plithocyon bruneti</i> (Chitenay)	s/n	16,2 x 7,4		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 3833	20,2 x 8,35	Holotipo	Ginsburg (1980)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	M 4837	18 x 8,3		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 2373	21,5 x 9,1		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 5165	21 x 9,1		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 748	19,5 x 8,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Coll. Mornand	20,9 x 8,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon</i> aff. <i>armagnacensis</i> (Paracuellos 5)	MNCN 73186	36,11 x 15,32		
<i>Plithocyon</i> aff. <i>armagnacensis</i> (Arroyo del Val)	MNCN 73142	27,47 x 13,18		
<i>Plithocyon</i> aff. <i>armagnacensis</i> (Arroyo del Val)	MNCN 73141	28,61 x 13,8		
<i>Plithocyon antunesi</i> (Olival da Suzana)	s/n	30,38 x 14,42	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNH.N.F.Sa 258	30,1 x 13,66		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNH.N.F.Sa 260	31,13 x 13,5		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	NMB Ss90	27,7 x 11,5		Peigné (2012)
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNH.N.F.Sa 245	31,16 x 13,39	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNH.N.F.Sa 246	32,62 x 13,98	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Faluns d' Anjou)	M 4806	29,4 x 12,7		Peigné (2012)
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20810 (d)	28,51 x 12,78	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20810 (i)	29,9 x 12,36	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20820 (d)	29,89 x 12,1		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20820 (i)	29,56 x 13,33		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20815a	30,36 x 12,65		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20819	30,69 x 14,05		
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73200	25,76 x 11,11		
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73196	23,83 x 12,2		
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73198	25,11 x 11,48		

S26. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de els Casots. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo.

3.6. Cuenca de Lisboa



Introducción

La ciudad de Lisboa se sitúa en la Cuenca del Bajo Tajo (Royo Gómez, 1922) o Cuenca de Lisboa, en el margen occidental de la Península Ibérica (Fig. 103 A). Esta cuenca corresponde a una fosa alargada en dirección NNE-SSO, generada en una etapa extensiva de la Placa Euroasiática tras la colisión de los Macizos Hespérico y Bético durante el Mioceno inferior, y rellenada por un espesor máximo de 1400 m de depósitos paleógenos y neógenos (Antunes et al., 1987, 1999). El registro sedimentario durante el Neógeno es bastante continuo, con una sucesión de sedimentos en facies principalmente marinas, aunque con frecuentes intercalaciones continentales, como resultado de sucesivos eventos transgresivos y regresivos en un ambiente de transición marino-continental (Antunes et al., 1987, 1999; Ginsburg y Antunes, 1995). La edad de estos niveles continentales abarca desde el Mioceno inferior (Aquitaniense) hasta el Mioceno superior (Messiniense) y en Lisboa no sobrepasan los 300 m de espesor (Antunes et al., 1987, 1999). J.C. Berkeley Cotter (1903-1904) distinguió siete divisiones estratigráficas para el Mioceno de la Cuenca de Lisboa, que más tarde fueron correlacionadas por Antunes et al. (1987) con las unidades de la Cuenca de Madrid, según criterios tectonosedimentarios. Desde el punto de vista paleontológico, cuatro de estos niveles contienen macrofauna continental significativa (Antunes, 1969, 1979; Antunes, 1984; Antunes y Ginsburg, 2003):

I [cerca de los 22 Ma (Aquitaniense), equivalente a la MN2 de Mein (1975), Mioceno inferior] (Antunes, 2000, Tabla 3): caracterizado por la ausencia de proboscídeos y el primer registro del antracoterio, *Brachyodus onoideus* (Gervais, 1859). Las condiciones húmedas y templadas durante el Aquitaniense, podrían explicar la presencia de este taxón en humedales o zonas forestales (Antunes y Pais, 1983).

IVb [cerca de los 18 Ma (Burdigaliense medio), equivalente a la MN3 ó MN4, Mioceno inferior] (Antunes, 2000, Tabla 3): con la última aparición de *B. onoideus* y el primer registro de los proboscídeos gonfoterios. La extinción de *B. onoideus* pudo deberse a rápidos movimientos transgresivos, durante el Burdigaliense, que destruyeran el hábitat semi-acuático atribuido a los antracoterios (Antunes y Pais, 1983; Antunes, 1984).

Va [cerca de los 17,5 Ma (Burdigaliense terminal), equivalente a la MN4, Mioceno inferior] (Antunes, 2000, Tabla 3): con el primer registro de *Deinotherium bavaricum* H. von Meyer, 1831 y buena representación de los gonfoterios. La presencia de estos proboscídeos posiblemente estuviera asociada a una etapa húmeda y cálida (Antunes y Pais, 1983; Pais, 1999), con predominio de zonas forestales asociadas con *Deinotherium* y algunos espacios más abiertos, óptimos para los gonfoterios (Antunes y Ginsburg, 2003).

Vb [cerca de los 16 Ma (Burdigaliense terminal-Langhiense), equivalente a la MN5, Mioceno medio] (Antunes, 2000, Tabla 3): es el único nivel con *Hispanotherium*. Entre el Burdigaliense y el Langhiense, tiene lugar una importante etapa regresiva que pudo haber generado puentes terrestres entre el Macizo Bético y el Arco Alpino, que sirvieran como una ruta migratoria desde Asia (Antunes, 1979; Antunes y Ginsburg, 1983; Antunes y Pais, 1983). Ésto junto con la tendencia hacia un clima más árido con áreas abiertas en esta cuenca (Antunes y Pais, 1983; Pais, 1999), podrían haber sido dos factores óptimos para este

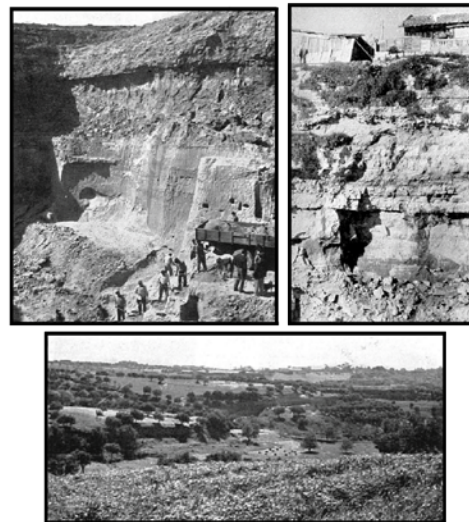
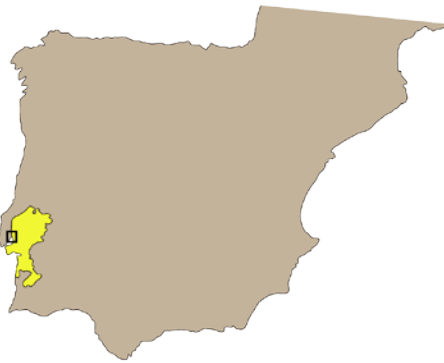
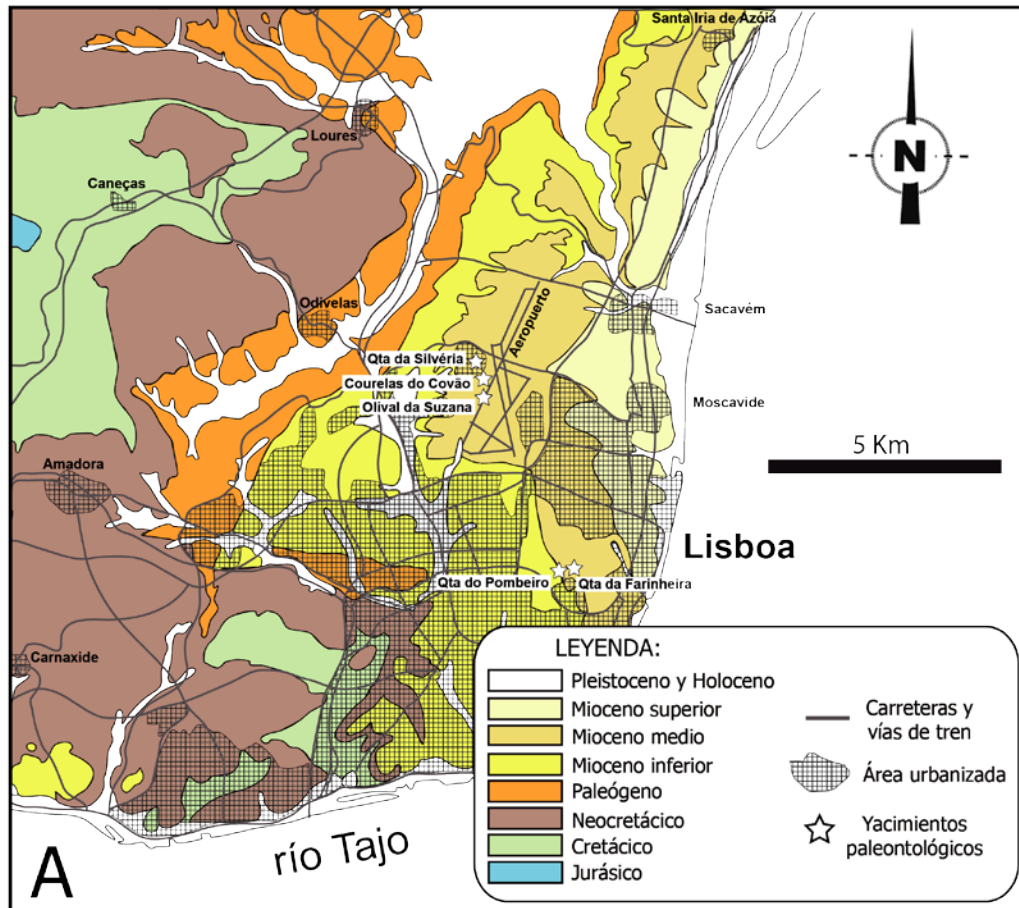


Fig. 103. **A:** mapa geológico de la Cuenca del Bajo Tajo (zona de Lisboa), mostrando las principales unidades geológicas [modificado de Stevens (2000)] y la situación de algunos de los yacimientos miocenos estudiados [sacados de Alberdi y Rodríguez (1999)]. **B:** yacimientos de Olival da Suzana (arriba izda.), Quinta da Silvéria (arriba dcha.) y Quinta do Pombeiro (abajo) (situado hacia la mitad de la foto). Fotografías tomadas de Antunes (1960) y Antunes y Torquato (1969).

rinocerótido cursorial (Antunes y Ginsburg, 2003). Sin embargo, los incrementos de la humedad relacionados con la transgresión del Serravalliense (Mioceno medio), pudieron afectar a este género, ya que en este momento sólo están registrados los géneros *Aceratherium* y *Dicerorhinus* (Antunes y Ginsburg, 1983).

El registro de carnívoros del Mioceno inferior y medio de Lisboa está bien representado, entre otros, por los ursoideos [*Hemicyon stehlini*, *H. sansaniensis parvus* Ginsburg y Antunes, 1995 y *Plithocyon antunesi* Ginsburg y Morales, 1998]. En este trabajo se han revisado los especímenes atribuidos a Hemicyonidae por Antunes (1960), Ginsburg y Antunes (1995) y Ginsburg y Morales (1998), hallados en varios yacimientos de Lisboa durante los años 60. Estos últimos pertenecen a los niveles Va y Vb, pero actualmente han desaparecido bajo las áreas urbanizadas de Lisboa (Figs. 103 A y B).

Subfamilia Hemicyoninae Frick, 1926

Género *Hemicyon* Lartet, 1851

***Hemicyon stehlini* Hürzeler, 1944**

Yacimientos: Quinta da Barbacena y Quinta da Farinheira

Yacimiento: Quinta da Barbacena, Lisboa

Edad: MN4 (Va) (Aragoniense inferior, Mioceno inferior)

Asignación previa: el molar superior estudiado, fue atribuido a *Hemicyon stehlini* por Ginsburg y Antunes (1995, Pág. 135).

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición superior aislada: M1 (s/n) (dcho.). Medidas (en mm): M1=19,39 x 19,72

Descripción

M1 (s/n) (Fig. 104): es subcuadrado y su mayor longitud está en el lado labial. En este punto, se observa un cíngulo muy desarrollado que rodea al paracono y metacono. Ambas cúspides son cónicas y se encuentran al mismo nivel, pero el paracono es ligeramente más grande y más alto que el metacono. Sus ápices se conservan bien y de ellos descienden una crista mesial y otra distal, donde dos de ellas quedan enfrentadas en la profunda hendidura central que separa a ambas cúspides. La crista mesial del paracono está deteriorada y se une al cíngulo labial, como la crista distal del metacono. En esta última se observa un metastilo pequeño. En el extremo mesolingual del paracono hay una crista que se prolonga hasta la parte mesial de la crista media. En el metacono se observa otra crista transversal ligeramente oblicua y en sentido

mesial, que culmina en la crista media, cerca del metacónulo. En la crista media hay un protocono muy bajo y grácil, y un metacónulo robusto. A pesar del mayor deterioro del metacónulo, esta cúspide es mucho más alta que el protocono. La preprotocrista asciende hacia la zona mesolabial del diente, describiendo un arco grande, mientras que la postmetaconulocrista es mucho más corta y se dirige hacia la región distolabial. En el lado mesial hay una faceta de desgaste importante que interrumpe a la preprotocrista, y la postmetaconulocrista está afectada por una faceta más pequeña. El lado distal está inclinado ligeramente en sentido mesial en su zona labial, para luego inclinarse aún más en sentido mesial hacia la región lingual. El extremo mesolingual está deteriorado y en él destaca un cingulo bastante importante, cuyo espesor se incrementa hacia el extremo distal. En este punto hay un hipocono alto.

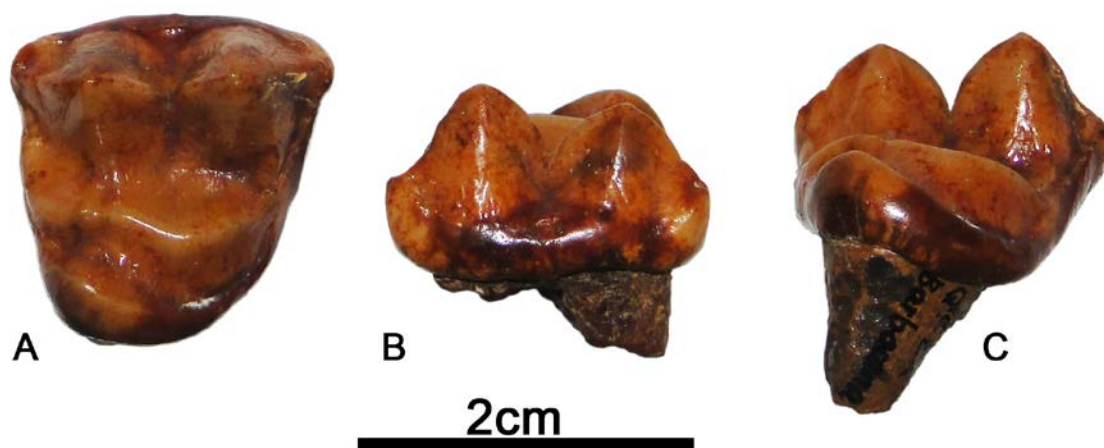


Fig. 104. Dentición superior aislada de *Hemicyon stehlini* de Quinta da Barbacena (Lisboa).S/n, M1 derecho: **A**, vista oclusal; **B**, vista labial; **C**, vista lingual.

***Hemicyon stehlini* Hürzeler, 1944**

1995- *Hemicyon sansaniensis parvus* Ginsburg y Antunes, Pl. II, Fig. 3

Yacimiento: Quinta da Farinheira, Lisboa

Edad: MN5 (Vb) (Aragoniense medio, Mioceno medio)

Asignación previa: el fragmento de maxilar derecho con P4-M2 fue considerado como el holotipo de *Hemicyon sansaniensis parvus* por Ginsburg y Antunes (1995, Pág. 137).

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: fragmento de maxilar derecho. Individuo adulto. Consta de P4-M2. Medidas realizadas en la Tabla 25.

Descripción

Fragmento de maxilar (P4-M2) (Fig. 105.1): en vista labial, el origen rostral del arco cigomático se encuentra a la altura del M2. La muralla ósea caudal situada sobre este molar es vertical y amplia. El foramen infraorbitario se sitúa a la altura del extremo mesial del P4. En vista medial, destaca una depresión ovalada y profunda del seno maxilar caudal, que es limitado rostralmente por un septo interseno maxilar mal conservado. Este septo tiene su extremo dorsal bastante proyectado medialmente. Por encima de estas dos estructuras hay un amplio canal infraorbitario sigmoidal, bastante inclinado en sentido rostral y extendido hasta el P4. En la región ventrocaudal se observa un canal para el foramen palatino caudal, estrecho e inclinado en sentido rostral. En vista ventral, la porción del palatino en la que insertan los dientes es muy rugosa y en ella destaca un surco palatino. Este surco es atravesado por una crista media, y ambos se extienden desde el protocono del P4 hacia la parte mesolingual del M1. La serie dental describe un recorrido curvado y en su zona más rostral conserva parte de la raíz del P3.

El P4 es un diente alargado según el eje mesodistal y subtriangular. La parte distolabial del diente es más abombada que la lingual, y presenta un cóngulo bien definido y mejor conservado que en el lado lingual. Las zonas mesial y labial del paracono están muy mal conservadas. El paracono está separado de la región distal por una hendidura profunda. Gran parte del lado lingual de la zona distal muestra un desgaste importante. El protocono ocupa una posición media, con respecto al paracono, está acortado mesodistalmente, moderadamente proyectado y con un sentido de proyección mesial. Esta cúspide presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido mesolingual.

El M1 tiene un contorno subrectangular y su longitud es mayor en el lado labial. El lado labial destaca un cóngulo bien definido que rodea al paracono y al metacono, y en este último está peor conservado. Los ápices de estas dos cúspides presentan facetas de desgaste grandes e inclinadas en sentido distolingual. El desgaste del metacono también se extiende por su ladera distal y el lado mesial del paracono también está muy deteriorado. En la hendidura profunda que separa a ambas cúspides, aún se intuyen la crista mesial del metacono y la distal del paracono. Ambas cúspides son cónicas, tienen un tamaño prácticamente similar y se sitúan al mismo nivel. Del paracono desciende una crista mesolingual bastante desarrollada que contacta con la crista media. En la crista media destaca un protocono muy bajo y grácil. La postprotocrista se conserva mucho mejor que la preprotocrista y la primera, queda interrumpida por el deterioro de la parte distal de la corona. El lado distal es prácticamente perpendicular al lado labial, mientras que el lado mesial y el extremo mesolingual están más deteriorados. En el lado lingual destaca un cóngulo que se engrosa considerablemente hacia la región distal.

El M2 tiene una forma arriñonada. Todo el extremo lingual y gran parte del lado distal de la corona están muy mal conservados. A lo largo del lado labial se observa un cóngulo bien definido. El paracono y metacono son cónicos y están separados por una marcada hendidura central. El paracono es más grande y más alto que el metacono, y el segundo está bastante desplazado hacia la región lingual. Este desplazamiento genera una fuerte inclinación en sentido distal del lado labial. El ápice del paracono tiene una faceta de desgaste más grande

que la del metacono y ambas están inclinadas en sentido distolingual. En la hendidura central se enfrentan las cristas mesial del metacono y distal del paracono, y del lado mesial de este último desciende una segunda crista. En el lado lingual del metacono se observa una crista importante, que se une a la crista media. En esta última destaca un protocono grácil.

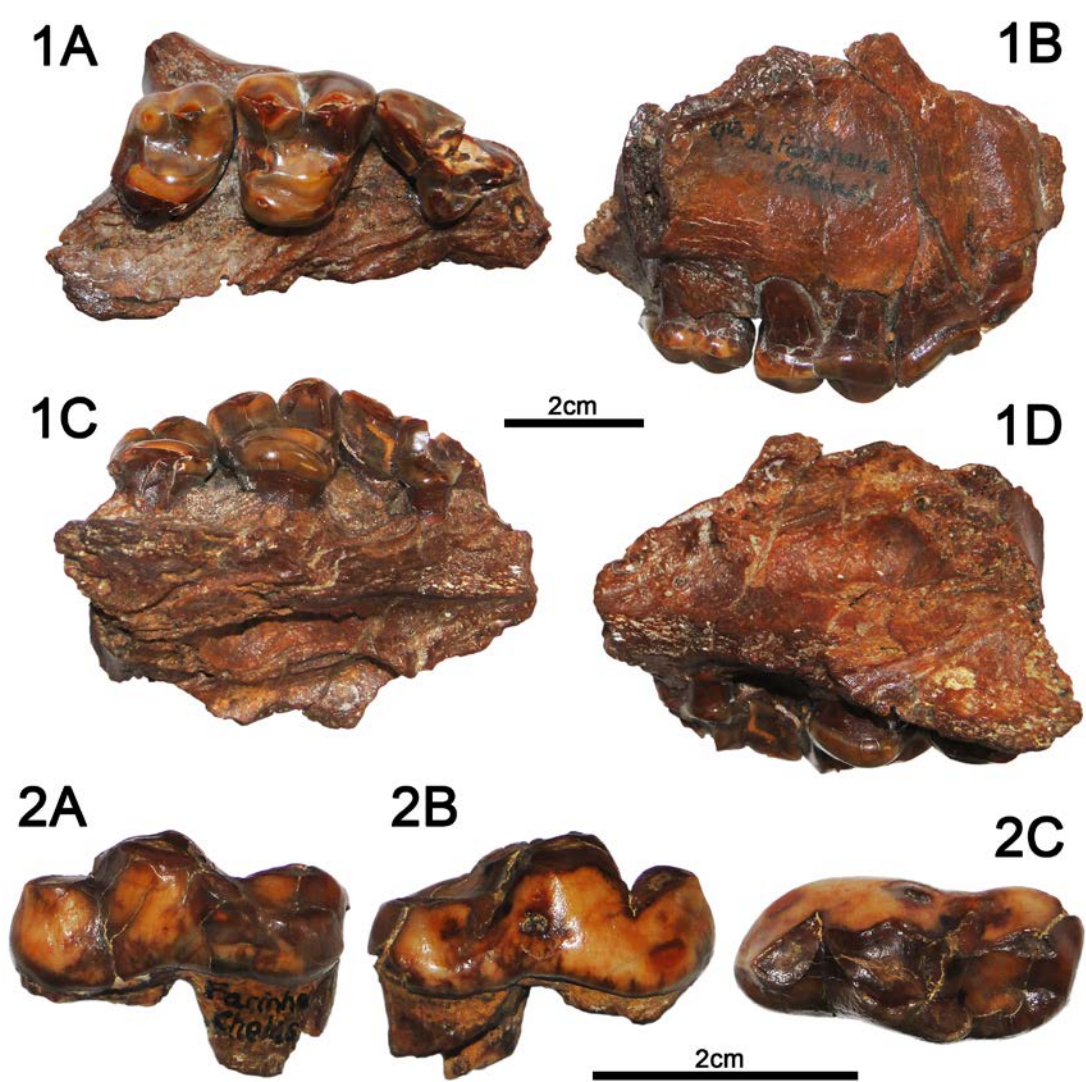


Fig. 105. Restos fósiles de Quinta da Farinheira (Lisboa). **1**, s/n, fragmento de maxilar derecho de *Hemicyon stehlini*: **1A**, vista oclusal; **1B**, vista labial; **1C**, vista lingual; **1D**, vista medial. **2**, s/n, m1 derecho de *Hemicyoninae* indet.: **2A**, vista lingual; **2B**, vista labial; **2C**, vista oclusal.

Especímenes	P4	M1	M2	LP4+M1	LP4-M2	LM1+M2
Quinta da Farinheira (d)	x 15,05*	19,52 x 22,27	17,51 x 18,50*	41,56	58,2	37

Tabla 25. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior de *Hemicyonidae* del yacimiento de Quinta da Farinheira. Abreviaturas: **d**, lado derecho. *Cantidad aproximada.

Discusión

La superficie oclusal alargada y estrecha de los molares de Quinta da Barbacena y Quinta da Farinheira, junto con la ausencia de M3 y la posición media del protocono del P4 en esta última localidad, permiten considerar a estos individuos como hemiciónidos. El P4 de Quinta da Farinheira se diferencia de *Phoberocyon* por tener un protocono del P4 más acortado mesodistalmente y proyectado en sentido mesial. Los M1 estudiados también se diferencian de *Phoberocyon* por tener un protocono más bajo y un metacónulo más robusto en el molar de Quinta da Barbacena. El lado distal del M1 de *Phoberocyon* se inclina bastante en sentido mesial y de manera continua, en lugar de estar prácticamente perpendicular al lado labial como en Quinta da Farinheira ó con dos inclinaciones diferentes en sentido mesial, como en Quinta da Barbacena.

La parte mesial del P4 de Quinta da Farinheira está muy deteriorada como para saber si hubo o no un parastilo y su grado de desarrollo, lo que ayudaría a la hora de compararlo con *Plithocyon*. Pero dentro de este género difiere de *Pl. barstowensis* de Barstow (MN5) y del holotipo de *Pl. armagnacensis* de Sansan (MN6) por la proyección del protocono en sentido mesial. Este sentido de proyección es compartido con *Pl. bruneti*, pero la talla de este taxón es mucho más pequeña. Los M1 de Portugal se diferencian de *Plithocyon* por tener un protocono más bajo y mucho más grácil. No obstante, los dos tipos de inclinación en sentido mesial que tiene el lado distal del molar de Quinta da Barbacena recuerdan a *Pl. barstowensis* y a *Pl. armagnacensis*. El protocono grácil del M2 de Quinta da Farinheira también se observa en el ejemplar de La Retama (MN5) (MNCN 73197) y en *Pl. barstowensis*, pero en *Pl. armagnacensis* es mucho más robusto.

El patrón visto en la crista media del M1, basado en un protocono muy bajo y grácil, y un metacónulo robusto, junto con un protocono grácil en M2, también es compartido con *Hemicyon*. Dentro de este género hay varios morfotipos según el sentido y el grado de inclinación del lado distal en M1. *H. gargan* presenta una fuerte inclinación en sentido distal en la parte más labial de este lado y en *H. sansaniensis* sólo hay una inclinación importante en sentido mesial, tratándose así de dos casos muy diferentes a los estudiados. Pero en *H. stehlini* se han visto dos morfotipos que recuerdan a los de estos. Uno con el lado distal muy poco inclinado en sentido mesial o prácticamente perpendicular al lado labial [ej; los fragmentos de maxilar de Quinta da Farinheira, Artesilla (MN4) (MPZ-16503) y els Casots (MN4) (IPS10071, IPS10074), y los M1 aislados de Montréal du Gers (MN4) (NO 36) y de els Casots (IPS24127)]. Y un segundo morfotipo con dos inclinaciones en sentido mesial [ej; el cráneo de Montréal du Gers (MHNT.PAL.2004.0.67.1), y los M1 aislados de Quinta da Barbacena y de Montréal du Gers (BÉON D3 165)]. Este taxón, también comparte la proyección en sentido mesial del protocono del P4 de Quinta da Farinheira, junto con el acortamiento mesodistal y la proyección moderada de esta cúspide [ej; MPZ-16503, MNCN 73967 de El Terrero (MN5) y en los ejemplares IPS10096, IPS10071, IPS10106, IPS94253 de els Casots]. Además, la talla de la dentición superior estudiada es cercana a la de esta especie (Fig. 106), por lo que el individuo de Quinta da Barbacena mantiene su atribución a *H. stehlini*, mientras que el fragmento de maxilar de Quinta da Farinheira cambia a este taxón.

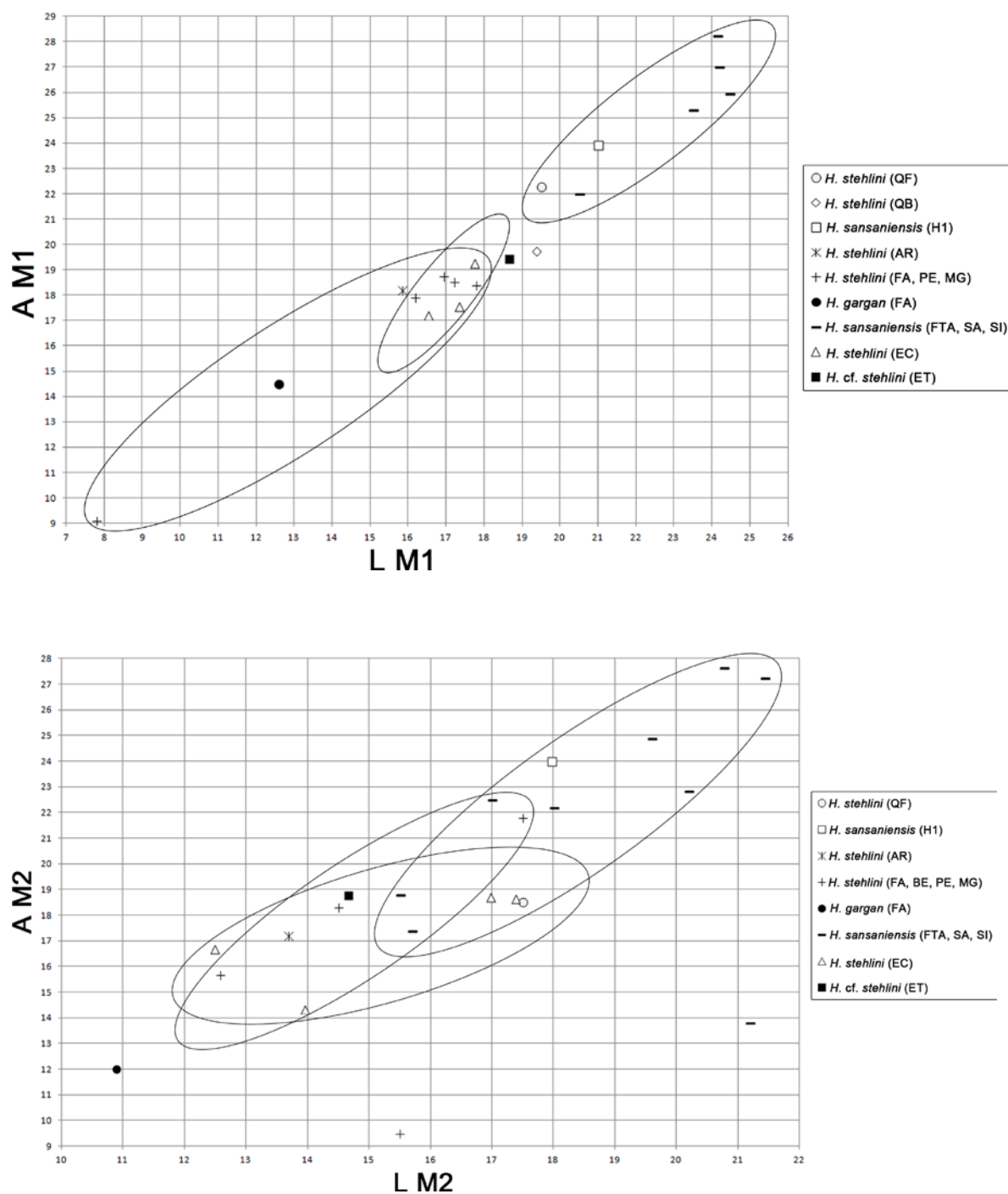


Fig. 106. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae de los yacimientos de Quinta da Barbacena y Quinta da Farinheira. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **BE**, Bézian; **EC**, Els Casots; **ET**, El Terrero; **FA**, Faluns d' Anjou; **FTA**, Faluns de Touraine y d'Anjou; **H1**, Henares 1; **MG**, Montréal du Gers; **PE**, Pellecatus; **QB**, Quinta da Barbacena; **QF**, Quinta da Farinheira; **SA**, Sansan; **SI**, Simorre. Medidas empleadas en la Tabla S27 (ver material suplementario).

***Hemicyon cf. stehlini* Hürzeler, 1944**

1995-*Hemicyon stehlini* Hürzeler. Ginsburg y Antunes, figurado Antunes (1960, Pl. IV, Fig. 9)

Yacimiento: Quinta do Pombeiro, Lisboa

Edad: MN4 (Va) (Aragoniense inferior, Mioceno inferior)

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición superior aislada: M1 (s/n) (dcho.).

Descripción

M1 (s/n) (Fig. 107): en este diente falta todo el lado labial y gran parte del mesial. Lo que queda de la parte lingual del paracono está muy desgastada. El metacono es cónico y está bien conservado. De su ápice descienden una crista mesial y otra distal, que está acompañada de un metastilo pequeño. En el lado lingual del metacono hay otra crista pequeña, que se une perpendicular a la crista media. La crista media está un poco deteriorada, pero hay una clara separación entre una rama mesial grácil y otra distal más robusta. La rama mesial forma un arco grande que se interrumpe por la falta del lado mesial del diente y la rama distal describe un arco mucho más pequeño hasta unirse con el lado distal. La falta del lado labial complica la correcta orientación del diente, y con ello, saber el grado de inclinación del lado distal. En el lado lingual hay un cíngulo importante, que gana importancia hacia la región distal, donde destaca un hipocono.



Fig. 107. Dentición superior aislada de *Hemicyon cf. stehlini* de Quinta do Pombeiro (Lisboa).S/n, M1 derecho: **A**, vista oclusal; **B**, vista lingual.

Discusión

La superficie oclusal alargada y estrecha del molar de Quinta do Pombeiro permiten considerarlo como un hemiciónido. El patrón de robustez de la crista media, basado en una rama mesial grácil y otra distal robusta es similar a los M1 de Quinta da Barbacena y del fragmento de maxilar de Quinta da Farinheira, y por ello también al género *Hemicyon*. Dentro de este último, se descarta su asignación a *H. gargan* ya que la parte más labial conservada del lado distal, no muestra la fuerte inclinación en sentido distal que tiene el holotipo de Noyant-sous-le-Lude (MN3), y dientes aislados de este taxón como M 3222 de Pont-Boutard y de l'Anjou-Touraine (Gagnaison et al., 2017, Pl. 8, 8d). El lado distal del diente estudiado podría ser prácticamente perpendicular al lado labial, lo que le diferenciaría de *H. sansaniensis* a parte de su tamaño pequeño, pero la falta del lado labial y la mala conservación del paracono dificultan su correcta orientación. Por ello, se ha cambiado la clasificación del molar de Quinta do Pombeiro a *Hemicyon* cf. *stehlini*.

***Hemicyon* cf. *sansaniensis* Lartet, 1851**

1995-*Hemicyon sansaniensis parvus* Ginsburg y Antunes, Pl. III, Fig. 3

Yacimiento: Quinta da Silvéria, Lisboa

Edad: MN5 (Vb) (Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: Hemimandíbula derecha. Individuo adulto. Consta de c y m1. Medidas realizadas en la Tabla 26.

Descripción

Hemimandíbula (c y m1) (s/n) (Fig. 108): la rama horizontal es baja, su perfil lateral es curvado y la altura aumenta bastante hacia la región caudal. En vista ventral, su borde inferior es convexo. En vista lateral, destaca una fosa premasetérica que se extiende rostralmente hasta el m1 y cuyo desarrollo aumenta hacia la región caudal. Falta la mayor parte de la zona caudal y ventral, conservándose una pequeña porción rostral de la fosa masetérica, para el músculo *zygomaticomandibularis*, y el comienzo de la rama ascendente. El mentón está muy poco marcado y previo a éste, hay dos forámenes mentonianos. Uno pequeño a la altura de la raíz distal del p3, y otro mucho más grande bajo el p2. En vista ventral y a la altura del p1, se observa un foramen mucho más pequeño y somero que los dos anteriores. En el extremo mesial de la hemimandíbula hay otro foramen pequeño, pero más grande y profundo que el ventral. En el lado medial, la sínfisis mandibular presenta una superficie de articulación muy

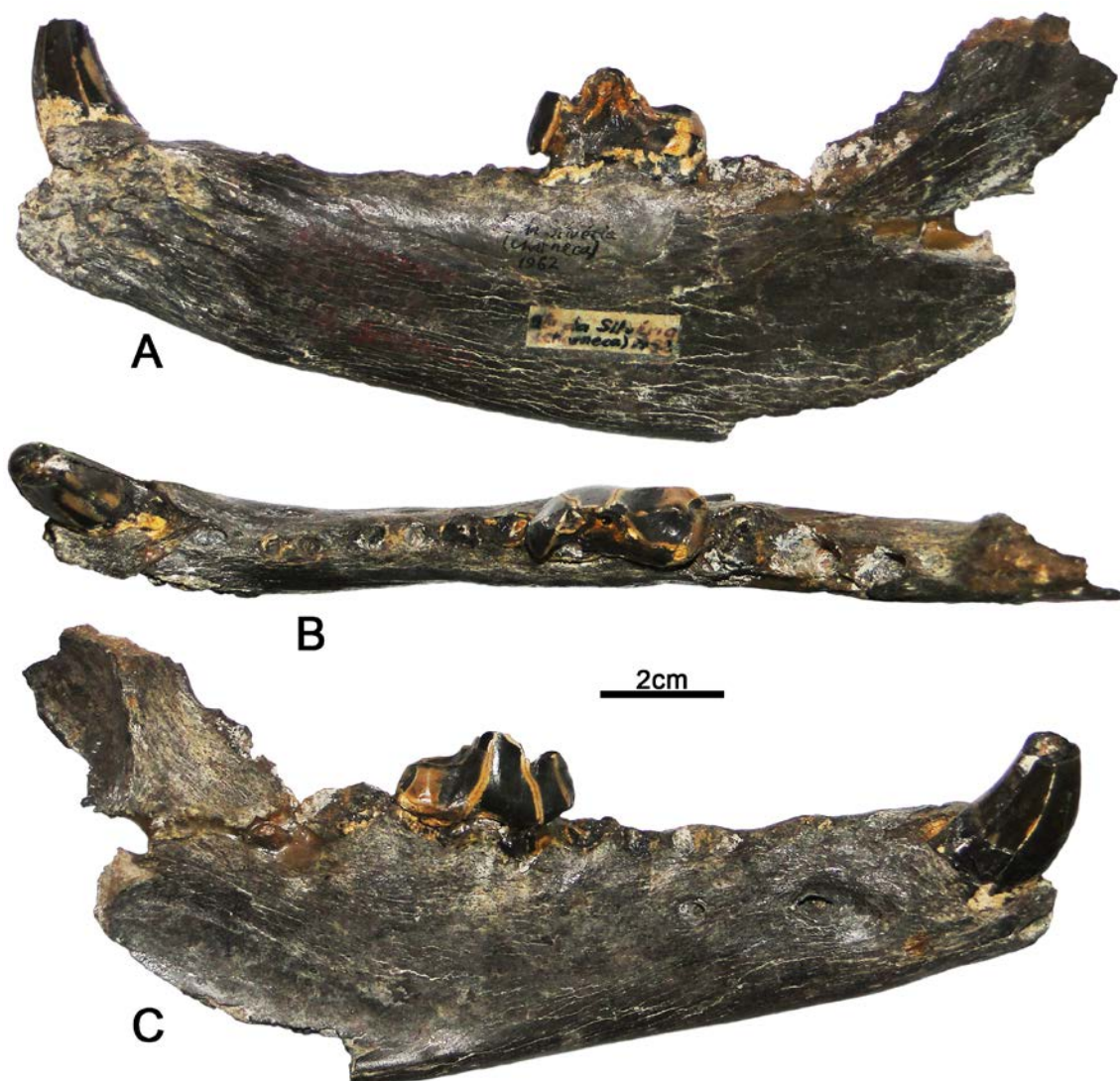


Fig. 108. S/n, hemimandíbula derecha de *Hemicyon* cf. *sansaniensis* de Quinta da Silvéria (Lisboa): **A**, vista lingual; **B**, vista oclusal; **C**, vista labial.

rugosa y prolongada rostrocaudalmente, hasta aproximadamente el p2. En vista oclusal, la serie dental describe un recorrido curvado o sigmoidal.

El c es un diente esbelto y de sección ovalada. Gran parte de la zona apical se ha perdido y la corona se curva en sentido distolingual. El esmalte es liso y se observa una carena mesolingual, que se curva en sentido distal cerca de la base de la corona. Muy próximo al c hay un alveolo pequeño para el p1, seguido de dos pares de alveolos para el p2 y p3, y las raíces mesial y distal del p4. El tamaño de estos alveolos aumenta hacia el p4, pero los diastemas entre ellos se reducen hacia este diente.

El m1 es un diente alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El extremo mesial es redondeado y más estrecho que el distal. Falta casi todo del lado lingual. El paracónido es la cúspide mejor conservada del trigónido, y presenta una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido distal. Su ladera mesial también se inclina distalmente y a lo largo de ésta, se

observa una crístida pequeña. En vista oclusal, el paracónido sufre una ligera torsión en sentido lingual, con respecto al eje mayor del diente. El trigónido es más largo que el talónido (Ltri=20,4 mm; Ltal=12,17 mm). Aunque el hipocónido tiene un cierto deterioro de su ápice, y de las crístidas mesial y distal, esta cúspide es baja, grácil y ocupa una posición mesial, con respecto al extremo distal de la cuenca. En el lado labial, entre el protocónido y el hipocónido, destaca una faceta de desgaste importante. La crístida distal del hipocónido se une con la porción conservada de la crístida lingual, cerrando a la cuenca somera del talónido. Esta cuenca se inclina en sentido distal. Del m2 se conservan los restos de la raíz mesial y el alveolo distal, y del m3 un alveolo.

Especímenes	c	m1
Quinta da Silvéria (d)	16,08 x 11,96	29,45 x 13,01*
	(h= > 20,72)	

Especímenes	Hmdp2	Hmdp4	Hmdm1	Hmdm2	LCm3	LSD	LSM
Quinta da Silvéria	33,15	40,1	44,82	46,38*	123,95*	76,25*	60,45*

Tabla 26. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición inferior y de la hemimandíbula de Hemicyonidae del yacimiento de Quinta da Silvéria. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **h**, altura. *Cantidad aproximada.

Discusión

La fosa premasetérica que presenta el ejemplar de Quinta da Silvéria, permite considerarlo como un hemiciónido y su extensión rostral hasta el m1 difiere de *Phoberocyon*. El m1 también se diferencia de este género por: el hipocónido es más bajo y se sitúa en posición mesial; y la cuenca del talónido se inclina en sentido distal. Lo único que lo diferencia de *Plithocyon* es la baja altura del hipocónido. Esto último, junto con la gracilidad del hipocónido y los caracteres ya comentados recuerdan a *Hemicyon*. La talla del molar se encuentra dentro del rango de variación de *H. sansaniensis* (Fig. 109). Por todo ello, este individuo se ha considerado como *Hemicyon* cf. *sansaniensis*.

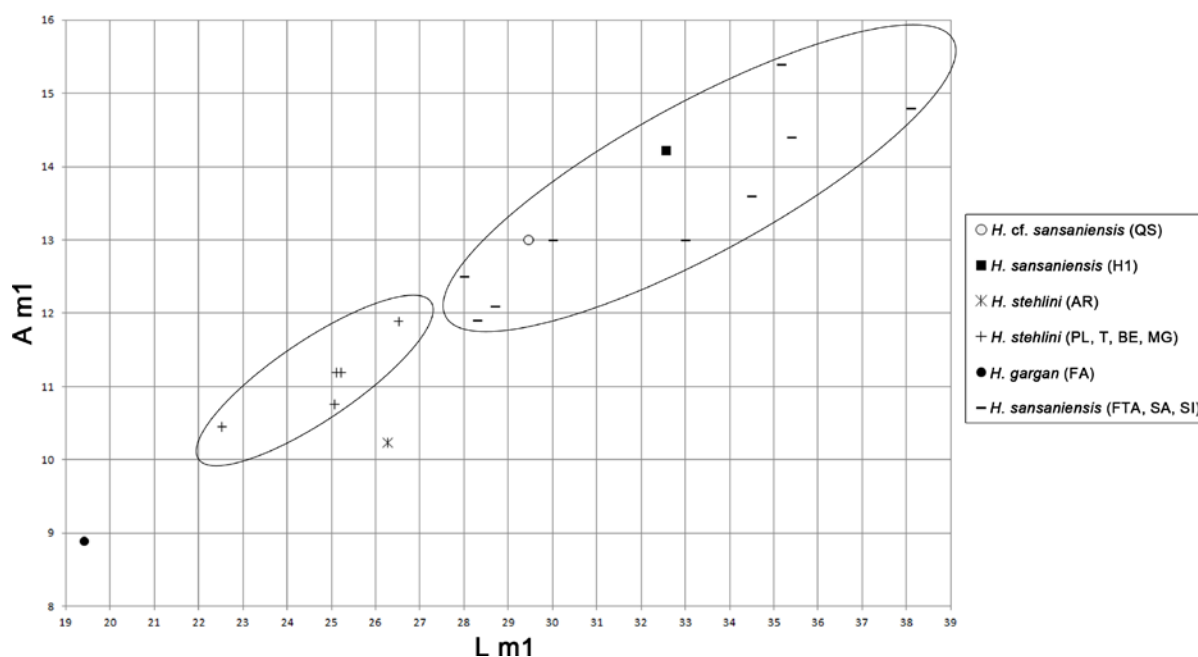


Fig. 109. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Quinta da Silvéria. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **BE**, Bézian; **FA**, Faluns d'Anjou; **FTA**, Faluns de Touraine y d'Anjou; **H1**, Henares 1; **MG**, Montréal du Gers; **PL**, Pontlevoy; **QS**, Quinta da Silvéria; **SA**, Sansan; **SI**, Simorre; **T**, Tavers. Medidas empleadas en la Tabla S28 (ver material suplementario).

Plithocyon antunesi Ginsburg y Morales, 1998

Yacimientos: Olival da Suzana y Quinta da Farinheira

Yacimiento: Olival da Suzana, Lisboa

Edad: MN5 (Vb) (Aragoniense medio, Mioceno medio)

Asignación previa: la hemimandíbula izquierda con p4-m2 fue considerado como el holotipo de *Plithocyon antunesi* por Ginsburg y Morales (1998, Pág. 80).

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: Hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de p4-m2. **Dentición superior aislada:** **M2** (izdo.). Medidas realizadas en la Tabla 27.

Descripción

Hemimandíbula (p4-m2) (s/n) (Fig. 110): la rama horizontal es bastante alta, aumentando progresivamente su altura hacia la región caudal, y el perfil lateral es curvado. En vista lateral, destaca una fosa premasetérica que se extiende, aproximadamente, hasta el m1 y con un gran desarrollo dorsoventral en su región caudal. El borde ventral que rodea a esta fosa es muy

grueso, está bastante proyectado lateralmente y en vista ventral es convexo lateromedialmente. En la zona más dorsocaudal se conserva una pequeña porción de la fosa masetérica, que está separada de la fosa premasetérica por una cresta. A diferencia del otro ejemplar de este yacimiento (Fig. 115.2), la cresta se sitúa más distal, con respecto al m3, lo que podría indicar una mayor invasión de la fosa premasetérica a la masetérica. En la zona rostral de la rama horizontal se observan dos forámenes mentonianos, uno pequeño a la altura de la raíz distal del p3, y otro mucho más grande y distal al alveolo del p1. En vista medial, la sínfisis mandibular presenta una superficie de articulación muy rugosa y prolongada caudalmente, más allá del alveolo del p1. En vista oclusal, la serie dental describe un recorrido sigmoidal o curvado. En la zona más rostral conservada destaca un alveolo grande para el canino. A este le sigue un alveolo pequeño para el p1, y los fragmentos de las raíces mesial y distal del p3. En la parte más caudal de la serie se conserva un alveolo para el m3.

El p4 es un diente alargado mesodistalmente y con un contorno triangular. La cara labial es un poco más abombada que la lingual y el cóngulo lingual está mejor definido que el labial. El ápice de la cúspide principal tiene una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido distolabial. De éste descienden tres crístidas, una mesial, otra distal y una tercera distolingual que culmina en la protuberancia generada por el cóngulo. Sin cúspides accesorias.

El m1 es un diente alargado y elíptico, según el eje mesodistal. El extremo mesial es redondeado y estrecho, mientras que el borde distal es mucho más amplio y oblicuo en sentido distal. El lado labial está mal conservado en sus zonas mesial y distal. En este último punto, se observa un cóngulo bien definido. El protocónido está muy desgastado y roto. El paracónido muestra una faceta grande e inclinada distolabialmente. Su extremo mesial está inclinado en sentido distal y en vista oclusal, esta cúspide está girada ligeramente hacia el lado lingual, describiendo un recorrido sigmoidal a lo largo del trigónido y con las cúspides linguales del talónido. El metacónido está bastante desarrollado, pero su posición con respecto al protocónido es difícil de saber, por la mala conservación de este último. El ápice del metacónido tiene una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido distolabial. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=21,35$ mm; $L_{tal}=11,70$ mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido robusto, que ocupa gran parte de la cuenca del talónido. Su ápice tiene una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido distolabial. Su crístida mesial se prolonga hasta el lado distal del protocónido y la crístida distal se une a la crístida lingual del talónido, cerrando a la cuenca somera del talónido. Esta se inclina en sentido distal. Gran parte del lado labial, entre el protocónido y el hipocónido, está desgastado. La constricción labial entre estas dos cúspides es muy débil. La muralla lingual es alta, y en ella se observan un entocónido y un entoconúlido altos, donde el primero es más grande y más alto.

El m2 es alargado y elíptico, según el eje mesodistal. En el extremo distal se observa una faceta grande y ovalada para el m3. El lado labial está mucho más tendido que el lingual, y presenta un cóngulo bien definido y muy poco proyectado en la región distal. El protocónido tiene una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido mesolabial, que se extiende por la crístida mesial y por la zona mesolabial de la corona. El metacónido está prácticamente intacto y se encuentra ligeramente desplazado en sentido distal, con respecto al protocónido. Ambas cúspides están separadas por una hendidura, en la que contactan la crístida lingual del protocónido y la labial del metacónido. Esta unión divide al diente en dos cuencas someras. En

el extremo mesolingual de la crístida que rodea a la cuenca del trigónido, hay un paracónido reducido, cuyo lado distolabial está desgastado. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido robusto, cuyo ápice tiene una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido mesolabial, que se extiende por la cara labial. La crístida distal del hipocónido se une a la crístida lingual del talónido, cerrando a la cuenca. Esta está inclinada en sentido distal. La muralla lingual es alta y en ella hay dos cúspides altas, donde la mesial es más grande y más alta que la distal.

***Plithocyon antunesi* Ginsburg y Morales, 1998**

1995-*Hemicyon sansaniensis parvus* Ginsburg y Antunes, Pl. IV, Fig. 10

Yacimiento: Olival da Suzana, Lisboa

Edad: MN5 (Vb) (Aragoniense medio, Mioceno medio)

Descripción

M2 (s/n) (Fig. 115.1): es subcuadrado y tiene un contorno arriñonado. En el lado labial destaca un cóngulo muy desarrollado, que rodea al paracono y metacono. Estas dos cúspides son cónicas y están separadas por una hendidura central profunda. El paracono es bastante más grande y más alto que el metacono. Este último, está bastante desplazado hacia la región lingual, con respecto al paracono. Esto genera una fuerte inclinación del lado labial, en sentido distal. De sus ápices descienden una crista mesial y otra distal, dos de ellas se dirigen hacia la hendidura central y las otras dos restantes contactan con el cóngulo labial, formando un parastilo en el extremo mesial del paracono y un metastilo en el borde distal del metacono. A lo largo de la crista media hay un protocono moderadamente alto y robusto, y un metacónulo bastante alto y robusto. La preprotocrista describe un arco grande que asciende hacia el lado mesolabial del diente y en ella se distingue una tercera cúspide bastante alta y robusta. La postmetaconulocrista se divide en dos ramas, una unida perpendicularmente al extremo distal del diente y otra crista oblicua en sentido distolingual, cuyo recorrido se interrumpe al faltar gran parte del borde distolingual. En el lado lingual hay un cóngulo bastante desarrollado y que se engrosa considerablemente hacia la región distal. A lo largo de este cóngulo se observan varias cúspides que van adquiriendo mayor importancia hacia la región distal.

Especímenes	p4	m1	m2	M2
Olival da Suzana (i)	16,20 x 8,84	30,38 x 14,42	21,24 x 14,81	
Olival da Suzana (i)				16,46 x 18,57

Especímenes	Hmdp2	Hmdp4	Hmdm1	Hmdm2	Hmdm3	LCm3	LSD	LSM
Olival da Suzana	38,17*	52,2	60,58	70,82	73,54	124,86	79,09	65,18

Tabla 27. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición inferior, superior y de la hemimandíbula de Hemicyonidae del yacimiento de Olival da Suzana. Abreviaturas: i, lado izquierdo.
*Cantidad aproximada.

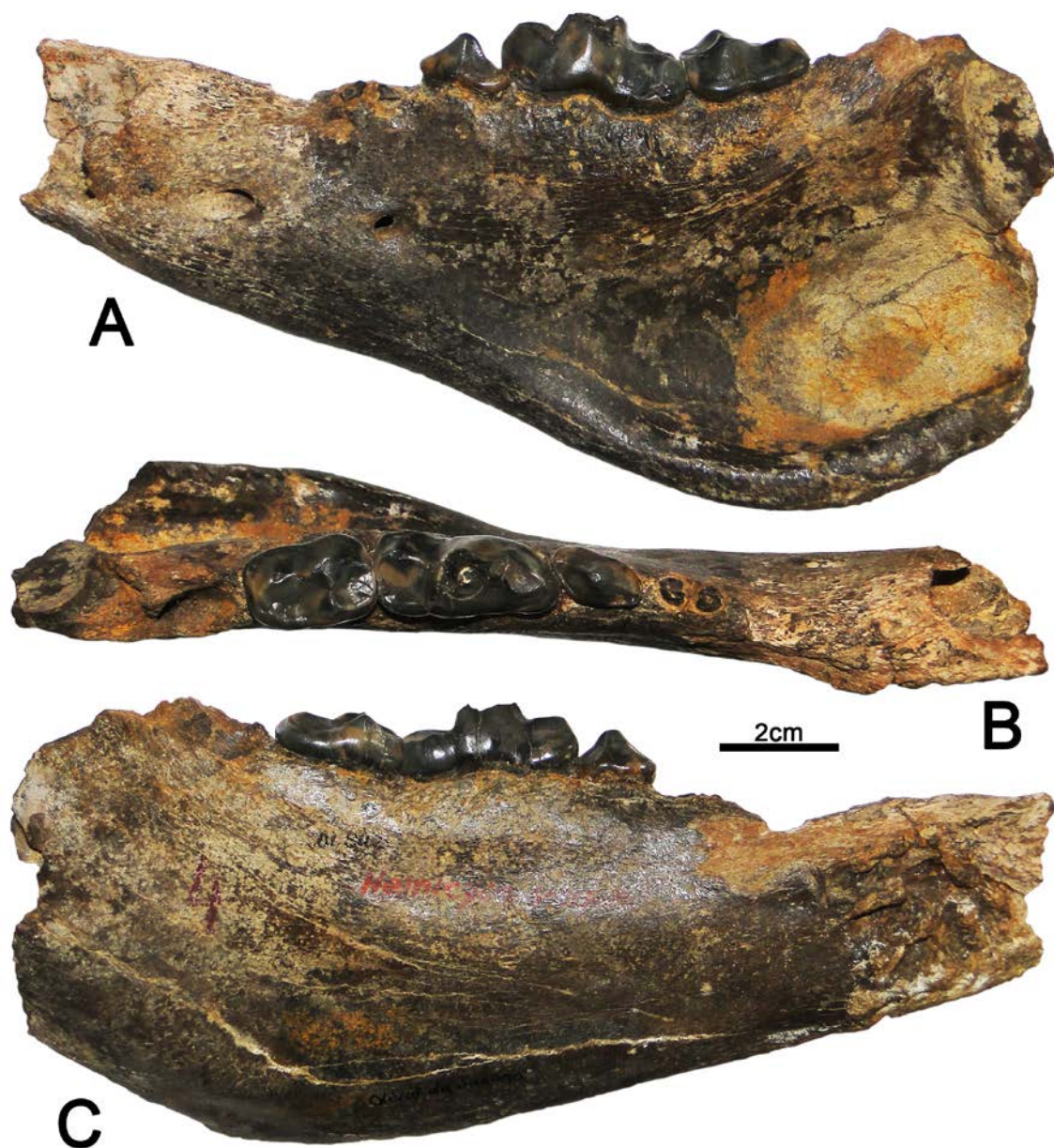


Fig. 110. S/n, hemimandíbula izquierda de *Plithocyon antunesi* de Olival da Suzana (Lisboa): **A**, vista labial; **B**, vista oclusal; **C**, vista lingual.

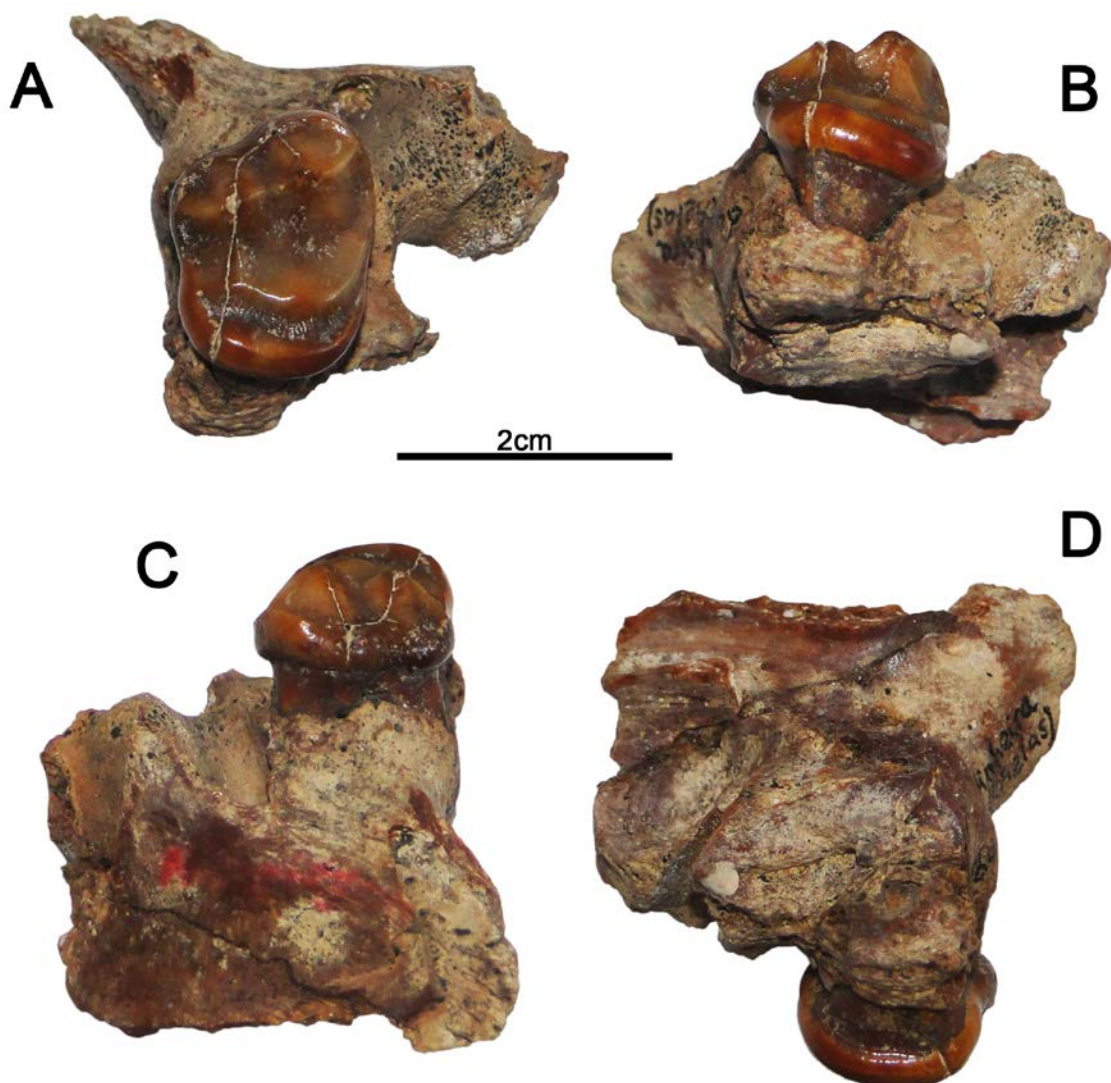


Fig. 111. S/n, fragmento de maxilar derecho de *Plithocyon antunesi* de Quinta da Farinheira (Lisboa): **A**, vista oclusal; **B**, vista lingual; **C**, vista labial; **D**, vista medial.

Plithocyon antunesi Ginsburg y Morales, 1998

Yacimiento: Quinta da Farinheira, Lisboa

Edad: MN5 (Vb) (Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: fragmento de maxilar derecho. Individuo adulto. Consta de M2. Medidas (en mm): M2=14,9 x 19,32

Descripción

Fragmento de maxilar (M2) (s/n) (Fig. 111): en el lado lateral del fragmento óseo se conservan los alveolos de las dos raíces labiales del M1 y el inicio del arco cigomático, cuyo origen se encuentra en el M2. La muralla ósea caudal en la que inserta este molar es amplia y vertical. En el lado medial destaca la porción distal, de la depresión ovalada del seno maxilar caudal. Por encima de éste se observa un amplio canal infraorbitario sigmoidal. Bajo este seno y más cerca del M2 se encuentra el foramen palatino caudal, y parte del canal que desciende oblicuamente y en sentido rostral.

El M2 es subrectangular y tiene una forma arriñonada. En el lado labial destaca un cóngulo bastante desarrollado que rodea al paracono y metacono. El paracono es más grande y más alto que el metacono. Este último está bastante desplazado hacia la región lingual, con respecto al paracono. Esto genera una fuerte inclinación del lado labial, en sentido distal. Ambas cúspides son cónicas y están separadas por una marcada hendidura central. El ápice del metacono está más deteriorado que el del paracono y de ellos descienden una crista mesial y otra distal, donde dos de ellas se dirigen hacia la hendidura central. La crista mesial del paracono y la distal del metacono se unen con el cóngulo labial. El metacono está atravesado por una fractura, que se prolonga hasta los extremos mesolabial y distolingual del diente. En el lado lingual del metacono hay una tercera crista, que se une ligeramente oblicua y en sentido mesial a la crista media. A lo largo de la crista media destaca un protocono robusto, cuya crista mesial describe un arco grande hacia el extremo mesolabial de la corona, y la rama distal de la crista media es grácil. En el lado lingual se observa un cóngulo cuyo espesor aumenta hacia la región distal.

Discusión

La presencia de una fosa premasetéica, permite considerar a la hemimandíbula de Olival da Suzana como un hemiciónido y su extensión rostral hasta el m1 lo diferencia de *Phoberocyon*. En la dentición también difiere de este por: el p4 presenta una crístida distolingual y carece de una cúspide distal accesorio; el m1 tiene un hipocónido robusto, la constricción labial entre el protocónido y el hipocónido es mucho más débil, la muralla lingual del talónido es más alta, la cúspide mesial es más grande y más alta que la distal, y la cuenca del talónido se inclina en sentido distal; y en el m2, el paracónido es mucho más reducido y la cuenca del talónido se inclina en sentido distal. Por otro lado, el p4 de Olival da Suzana tiene una morfología similar a los ejemplares atribuidos a *Plithocyon* de La Retama (MN5) (MNCN 73200), Barstow (MN5) y de Arroyo del Val (MN6) (MNCN 73141, MNCN 73142), basada en un contorno triangular y en la presencia de una crístida distolingual. Pero en MNCN 73200 y en algún ejemplar de *Pl. barstowensis* (ej; AMNH FM 20813) se observa una cúspide distal reducida. La talla del p4 estudiado es muy cercana al individuo de Arroyo del Val (Fig. 112). En el resto de premolares, Olival da Suzana aún conserva un alveolo para el p1, a diferencia de Arroyo del Val, y difiere de MNCN 73200 por la presencia de un diastema entre el p3 y el p4. La dentición en Olival da Suzana es más robusta que en Arroyo del Val, el holotipo de *Pl.*

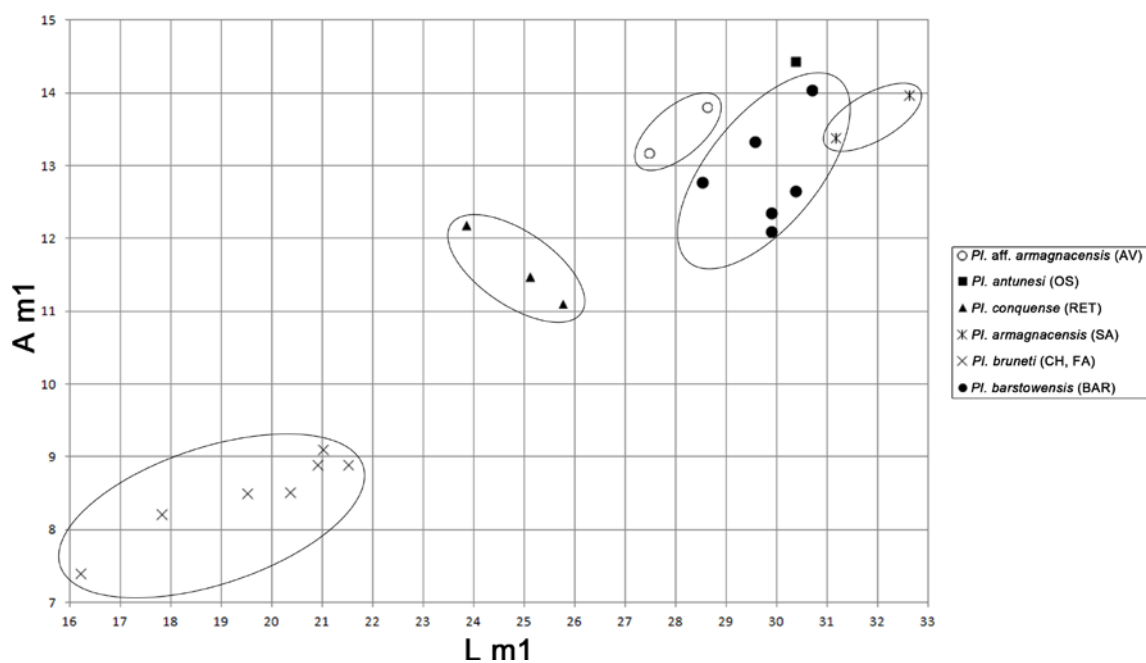
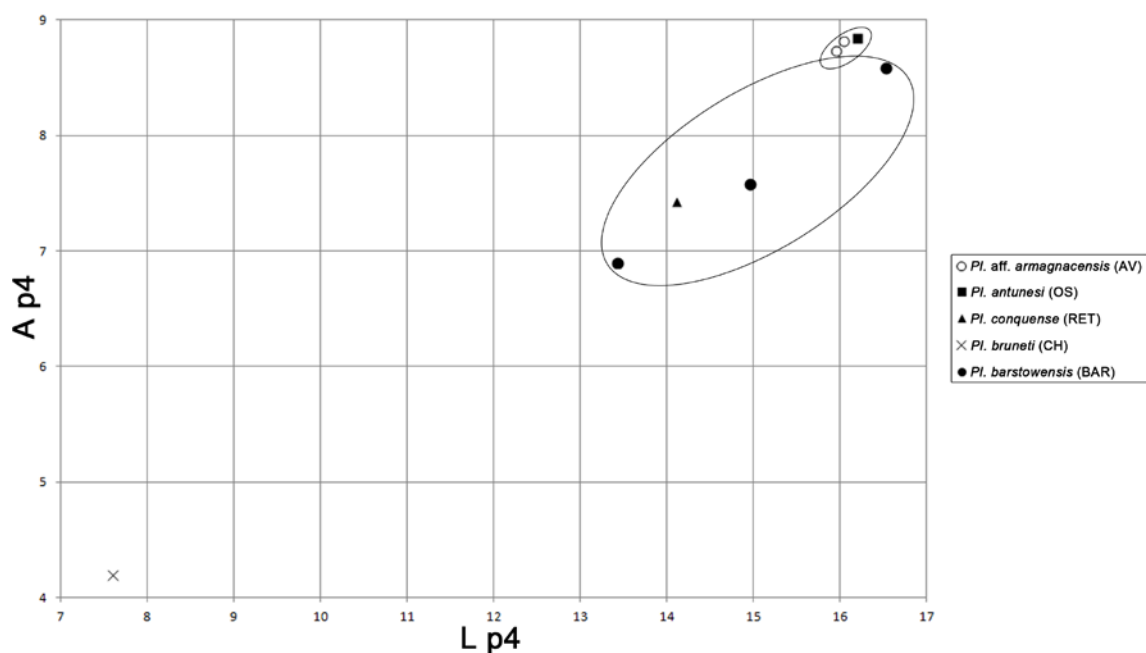
armagnacensis de Sansan (MN6), *Pl. barstowensis* y los ejemplares de La Retama (MNCN 73200, MNCN 73198), mientras que la de MNCN 73196 de La Retama recuerda al estudiado.

El m1 y m2 de Olival da Suzana también comparte con los de La Retama, Arroyo del Val, *Pl. barstowensis* y *Pl. armagnacensis* los siguientes caracteres: en ambos molares la muralla lingual del talónido es alta; en m1, el entocónido es más grande y más alto que el entoconúlido, y la cuenca del talónido se inclina en sentido distal; el paracónido de m2 es reducido y su hipocónido es robusto. La constricción labial débil en el m1, también se observa en *Pl. barstowensis*, Arroyo del Val y en *Pl. armagnacensis*, mientras que en MNCN 73196 de La Retama es más importante. El hipocónido de m1 es robusto como en Arroyo del Val y en *Pl. armagnacensis*, pero en *Pl. barstowensis* esta cúspide es más grácil. El talónido de m1 es largo como en *Pl. armagnacensis*, *Pl. barstowensis* y en La Retama, pero en Arroyo del Val es mucho más corto. Las cúspides linguales del talónido de m1 y m2 estudiados están más desarrolladas que en Arroyo del Val, pero las cúspides linguales del m2 son menos importantes que en *Pl. armagnacensis* y el holotipo de *Pl. barstowensis*. El lado lingual del talónido de m2 está más desarrollado que en *Pl. armagnacensis*, Arroyo del Val y *Pl. barstowensis*, pero en MNCN 73196 el desarrollo es similar y la región distal del talónido está también ensanchada. La cuenca del talónido de m2 se inclina en sentido distal como en *Pl. armagnacensis*, mientras que en Arroyo del Val y en *Pl. barstowensis* lo hace en sentido mesial. La talla del m1 de Olival da Suzana es cercana a la de los dientes de Arroyo del Val, *Pl. armagnacensis* y a los ejemplares más grandes de *Pl. barstowensis*, mientras que la del m2 supera a todos estos (Fig. 112).

La rama horizontal de la hemimandíbula estudiada es mucho más alta en la región caudal y la fosa premasetéica está hiperdesarrollada, en comparación con *Pl. barstowensis*, La Retama, Arroyo del Val y *Pl. armagnacensis*. Este gran desarrollo de la fosa premasetéica también se ha observado en el ejemplar de Carpetana (MN6) [CRP 08/17/10354 (CRP 08/17/10220 y CRP 08/17/10221)], y podría deberse a un incremento de la fosa durante el desarrollo ontogenético y/o por el dimorfismo sexual. Salvo un fragmento de hemimandíbula izquierda con un m2 en mal estado de conservación, no hay más detinción inferior ni mandíbulas en Olival da Suzana para compararlos con este individuo. Teniendo en cuenta la edad de esta localidad y las diferencias morfológicas ya comentadas con otras localidades, se ha decidido mantener su atribución a *Plithocyon antunesi*.

La ausencia de M3 y el origen de la parte rostral del arco cigomático a la altura del M2 en el fragmento de maxilar de Quinta da Farinheira, junto con la superficie oclusal bastante estrecha y alargada del M2 en este ejemplar y en Olival da Suzana permiten considerarlos como hemiciónidos. El M2 de Olival da Suzana es más subcuadrado que el de Quinta da Farinheira pero los dos presentan un protocono robusto y en el primero además, esta cúspide es moderadamente alta. Otra diferencia es la presencia de un metacónulo bastante alto y robusto en Olival da Suzana, mientras que en el diente de Quinta da Farinheira no se observa ninguna cúspide y la rama distal de la crista media es grácil. Este patrón de altura y robustez de las cúspides de la crista media también se ha visto en los M2 de *Agriotherium* y *Plithocyon*, pero en el primero el metacono se sitúa prácticamente al mismo nivel que el paracono y el lado distal tiene una expansión o talón vestigial. El M2 del holotipo de *Pl. armagnacensis* de Sansan (MN6) tiene un protocono mucho más robusto que el de La Retama (MN5) (MNCN 73197) y que los ejemplares de Barstow (California) (MN5). A pesar de que los dos molares

superiores de Portugal comparten una morfología con *Pl. armagnacensis*, sus tallas son más pequeñas que la del taxón de Sansan (Fig. 113). Debido a esto y a la falta de más M2 en Olival da Suzana y Quinta da Farinheira con los que poder compararlos, se les ha considerado como *Pl. antunesi*.



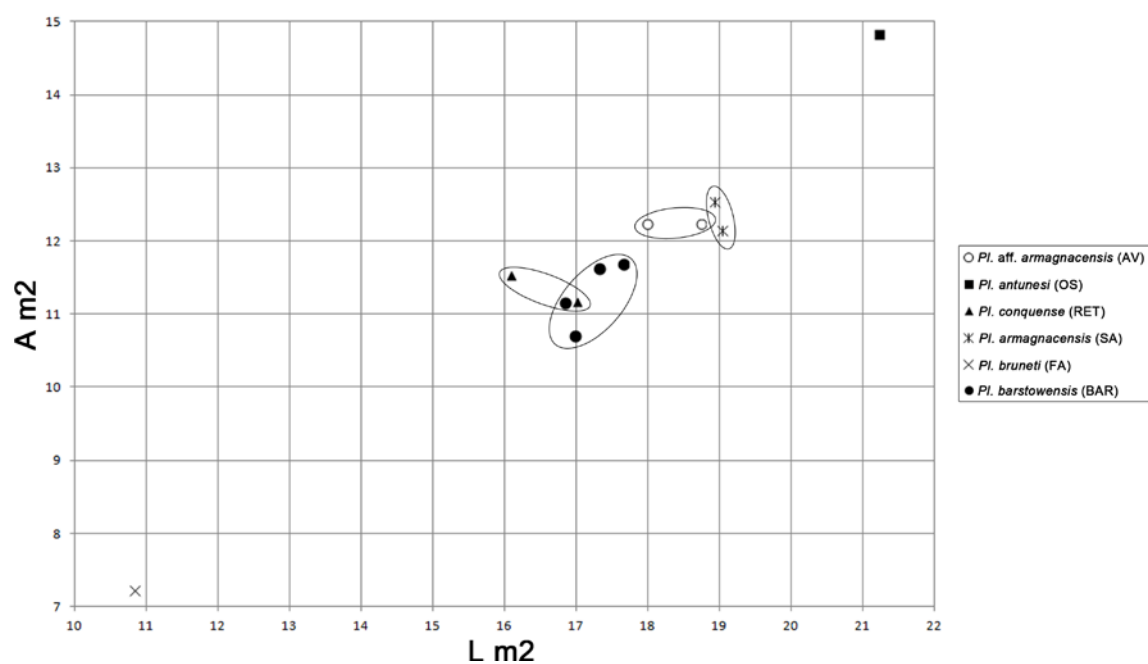


Fig. 112. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Olival da Suzana. Abreviaturas: **AV**, Arroyo del Val; **BAR**, Barstow; **CH**, Chitenay; **FA**, Faluns d'Anjou; **OS**, Olival da Suzana; **RET**, La Retama; **SA**, Sansan. Medidas empleadas en la Tabla S29 (ver material suplementario).

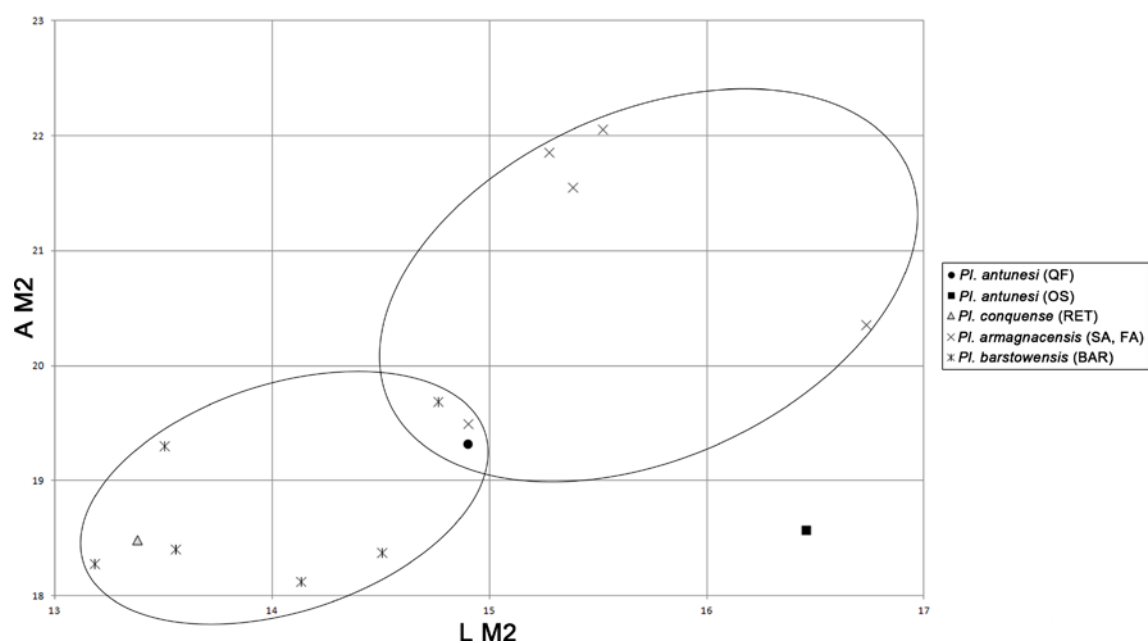


Fig. 113. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae de los yacimientos de Olival da Suzana y Quinta da Farinheira. Abreviaturas: **BAR**, Barstow; **FA**, Faluns d'Anjou; **OS**, Olival da Suzana; **QF**, Quinta da Farinheira; **RET**, La Retama; **SA**, Sansan. Medidas empleadas en la Tabla S30 (ver material suplementario).

Género *Plithocyon* Ginsburg, 1955

Plithocyon cf. *barstowensis* (Frick, 1926)

1998-*Plithocyon antunesi* Ginsburg y Morales

Yacimiento: Courelas do Covão, Lisboa

Edad: MN5 (Vb) (Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición inferior aislada: talónido de m1 (dcho.).

Descripción

m1 (Fig. 114): en este ejemplar sólo se conserva la parte distal del talónido. El esmalte está muy deteriorado en el extremo distolabial y en el lado lingual. La cuenca es somera y se inclina en sentido distal. Esta está flanqueada en el lado labial por un hipocónido alto, grácil y situada en posición mesial, con respecto al extremo distal de la cuenca. En el lado lingual, se observa una cúspide deteriorada, pero con una altura importante.



Fig. 114. Dentición inferior aislada de *Plithocyon* cf. *barstowensis* de Courelas do Covão (Lisboa).S/n, m1 derecho: **A**, vista labial; **B**, vista oclusal; **C**, vista lingual.

Discusión

El m1 estudiado no conserva el metacónido, cuyo desarrollo ayudaría a considerarlo o no como un hemiciónido. En el caso de que lo fuera, la posición mesial del hipocónido y la cuenca inclinada en sentido distal difieren de *Phoberocyon*. Estos caracteres, junto con el desarrollo importante de la cúspide lingual y el hipocónido alto recuerdan a *Plithocyon*. El hipocónido en *Pl. bruneti*, la hemimandíbula con p4-m2 de Olival da Suzana (MN5, Vb), en las hemimandíbulas de Arroyo del Val (MN6) y en el holotipo de *Pl. armagnacensis* de Sansan (MN6) es mucho más robusto, mientras que en el holotipo de *Pl. barstowensis* de Barstow (MN5) (AMNH FM 20810) y en ejemplares atribuidos a este taxón también es grácil. Por ello, el molar de Courelas do Covão se ha clasificado provisionalmente como *Plithocyon* cf. *barstowensis*.

Hemicyoninae indet.

Yacimientos: Olival da Suzana y Quinta da Farinheira

Hemicyoninae indet.

1995-*Hemicyon sansaniensis parvus* Ginsburg y Antunes, Pl. III, Fig. 2 (m1 dcho. de Quinta da Farinheira). Hemimandíbula izda. con m2 de Olival da Suzana figurada en Antunes (1960, Pl. IV, Fig. 11)

Yacimiento: Olival da Suzana, Lisboa

Edad: MN5 (Vb) (Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: Hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de m2. Medidas realizadas en la Tabla 28.

Descripción

Hemimandíbula (m2) (Fig. 115.2): en la región laterocaudal de la rama horizontal destaca una fosa premasetérica, que tiene su mayor desarrollo a la altura del alveolo de m3 y se prolonga rostralmente más allá del m2. Esta fosa está separada de la fosa masetérica, por una importante cresta oblicua en sentido caudal. De la fosa masetérica sólo se conserva su zona más rostral y en ella inserta el músculo *zygomaticomandibularis*. El perfil lateral de la rama horizontal es curvado y en vista ventral, el borde inferior conservado es convexo. En la serie dental se conservan el alveolo distal del p4, los alveolos mesial y distal del m1 y un alveolo para el m3. Esto último, indicaría que el m3 tendría sus raíces fusionadas.

El m2 es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. El lado labial está mucho más tendido y mejor conservado que el lingual. El extremo distal está mucho más deteriorado que el mesial. La curvatura de este último se interrumpe por una faceta grande y ovalada, para el talónido del m1. El protocónido y metacónido están muy desgastados y el desgaste entre ambos, divide al diente en dos cuencas someras. La faceta del protocónido está inclinada en sentido distolabial. La cuenca del trigónido se cierra mesialmente por una crístida, cuya parte mesolingual se conserva algo mejor que la labial. Las zonas labial y lingual del talónido están muy deterioradas y no aportan ninguna información.

Especímenes	m2	Hmdm2
Olival da Suzana (i)	18,89* x 11,79*	43,87*

Tabla 28. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición inferior y de la hemimandíbula de Hemicyonidae del yacimiento de Olival da Suzana. Abreviaturas: i, lado izquierdo. *Cantidad aproximada.

Yacimiento: Quinta da Farinheira, Lisboa

Edad: MN5 (Vb) (Aragoniense medio, Mioceno medio)

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición inferior aislada: m1 (dcho.). Medidas (en mm): m1=26,39 x 12,06

Descripción

m1 (Fig. 105.2): es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. El extremo mesial es redondeado y estrecho, mientras que el distal es más ancho y está peor conservado. El protocónido presenta una faceta de desgaste grande e inclinada predominantemente en sentido distal. Este desgaste se extiende por su ladera mesial y distal, hasta unas hendiduras que las separan del paracónido y del metacónido, respectivamente. El paracónido también tiene una faceta de desgaste importante e inclinada mesialmente. Su lado mesial se inclina en sentido opuesto y está recorrido por una crístida pequeña. En vista oclusal, esta cúspide sufre una ligera torsión hacia el lado lingual, con respecto a las otras dos cúspides del trigónido. El metacónido está muy desgastado y su faceta se inclina en sentido distal. El trigónido es más largo que el talónido (Ltri=18,63 mm; Ltal=11,65 mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido grácil. La faceta que tiene esta cúspide afecta a su ápice y a la ladera mesial, y se inclina en sentido distolingual. Su crístida distal cierra a una cuenca somera e inclinada en sentido distal, al unirse con la crístida lingual del talónido. Esta última está muy deteriorada y la muralla lingual es alta. En el lado labial, entre el protocónido e hipocónido hay una faceta de desgaste grande, pero aún puede verse que la constricción labial en este punto es muy débil. Bajo la corona, la raíz distal se conserva algo mejor que la mesial.

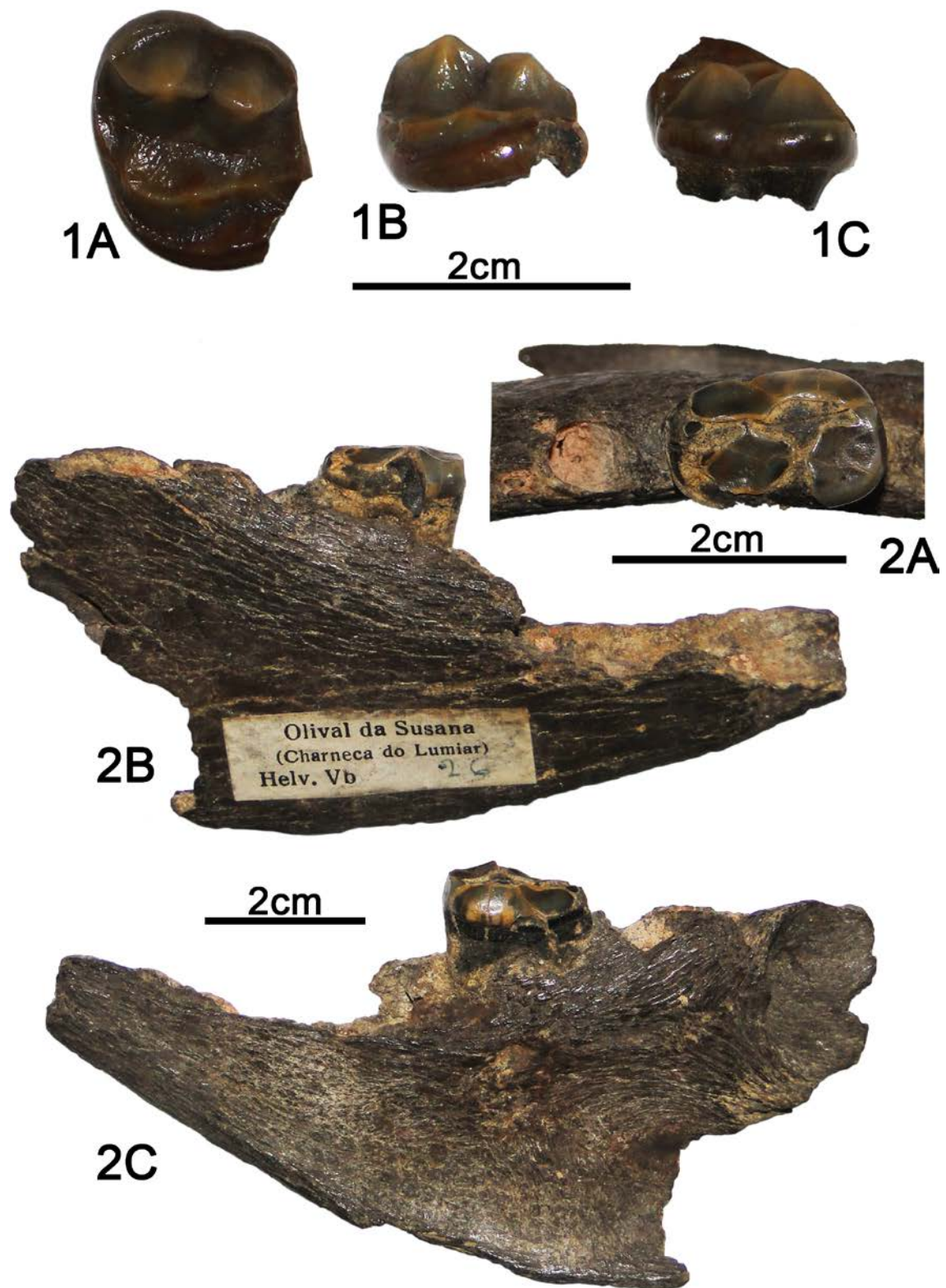
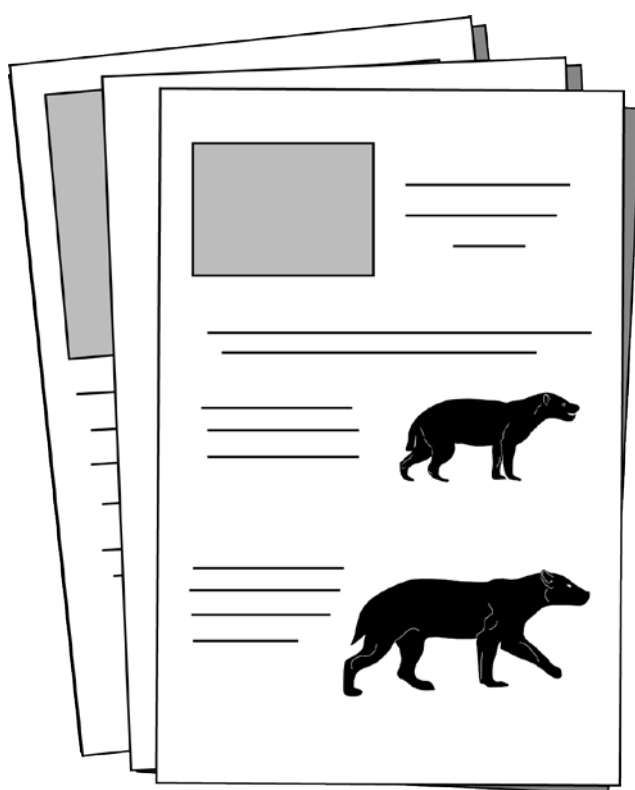


Fig. 115. Restos fósiles de Olival da Susana (Lisboa). 1, s/n, M2 izquierdo de *Plithocyon antunesi*: 1A, vista oclusal; 1B, vista lingual; 1C, vista labial. 2, s/n, hemimandíbula izquierda de Hemicyoninae indet.: 2A, vista oclusal; 2B, vista lingual; 2C, vista labial.

Discusión

La presencia de una fosa premasetéica en la hemimandíbula de Olival da Suzana permite considerarla como un hemiciónido, y su extensión rostral más allá del m2 recuerda a *Hemicyon* y *Plithocyon*. Sin embargo, la mala conservación del m2 no aporta ningún otro carácter que pudiera relacionarlo con alguno de estos dos géneros y sus respectivas especies. El m1 de Quinta da Farinheira tiene el metacónido muy mal conservado, por lo que resulta complicado considerarlo como un hemiciónido. En el caso de que lo fuera, difiere de *Phoberocyon* por: la muralla lingual del talónido es más alta; la cuenca del talónido se inclina en sentido distal; y la constricción labial, entre el protocónido y el hipocónido, es más débil. Todos estos caracteres, incluido el hipocónido grácil, no son suficientes como para poder diferenciarlo de *Hemicyon*, *Dinocyon* ni *Plithocyon*. Así, ambos ejemplares estudiados se han clasificado como Hemicyoninae indet.

Material Suplementario



Taxon (Localidad)	Especímenes	M1	M2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon cf. stehlini</i> (El Terrero)	MNCN 73968	18,68 x 19,40			
<i>Hemicyon cf. stehlini</i> (El Terrero)	MNCN 73970		14,67 x 18,76		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16503	15,86 x 18,18	13,69 x 17,19		
<i>Hemicyon stehlini</i> (els Casots)	IPS10071	17,34 x 17,56	12,48 x 16,69		
<i>Hemicyon stehlini</i> (els Casots)	IPS10074	16,52 x 17,23	13,95 x 14,34		
<i>Hemicyon stehlini</i> (els Casots)	IPS24127	17,75 x 19,26			
<i>Hemicyon stehlini</i> (els Casots)	IPS10089		17,38 x 18,65		
<i>Hemicyon stehlini</i> (els Casots)	IPS24126		16,97 x 18,70		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	MD 13	17,8 x 18,4			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	s/n		14,5 x 18,3		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bézian)	Be 7402		17,5 x 21,8		Ginsburg y Bulot (1982)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pellicahus)	LRM 786	7,8 x 9,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pellicahus)	Coll. Bulot		15,5 x 9,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal du Gers)	NO 36	17,21 x 18,53			
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal du Gers)	BÉON D3 165	16,94 x 18,74			
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal du Gers)	MHNT.PAL.2004.0.67.1	16,2 x 17,9	12,58 x 15,67		
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 6412	12,6 x 14,5	10,9 x 12	Holotipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Henares 1)	MNCN 49363	21 x 23,92	17,98 x 23,97		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Fs 436	23,5 x 25,3			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4819	20,5 x 22			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Fs 2947		15,7 x 17,4		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 40		17 x 22,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 41		15,5 x 18,8		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 3861		18 x 22,2		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	SAN 347	24,48 x 25,95	21,44 x 27,24		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SIM 1995 29	24,15 x 28,23	20,78 x 27,64		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 329	24,2 x 27			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 330		19,6 x 24,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SML 362		20,2 x 22,85		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SEP 149		21,2 x 13,8		Ginsburg y Morales (1998)

S27. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado de los yacimientos de Quinta da Barbacena y Quinta da Farinheira.

Taxon (Localidad)	Especímenes	m1	Notas	Referencias
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16504	26,25 x 10,25		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pontlevoy)	No. 969	25,05 x 10,77	Holotipo	
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pontlevoy)	Museum Paris FP 2640	25,1 x 11,2		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Tavers)	s/n	26,5 x 11,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bézian)	Be 8101	25,2 x 11,2		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montréal du Gers)	MHNT.PAL.2004.0.67.2	22,51 x 10,46		
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 429	19,4 x 8,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Henares 1)	MNCN 69482	32,56 x 14,23		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Coll. Guevel	28,7 x 12,1		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 5111	28,3 x 11,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4219	28 x 12,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 226	33 x 13	Holotipo	Peigne (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 229	35,4 x 14,4		Peigne (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 13972	38,1 x 14,8		Peigne (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Ss. 89	34,5 x 13,6		Peigne (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	SAN 348	35,16 x 15,4		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SEP.54	30 x 13		Ginsburg y Morales (1998)

S28. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Quinta da Silvéria.

Taxon (Localidad)	Especímenes	p4	m1	m2	Notas	Referencias
<i>Plithocyon aff. armagnacensis</i> (Arroyo del Val)	MNCN 73142	15,94 x 8,74	27,47 x 13,18	18,74 x 12,23		
<i>Plithocyon aff. armagnacensis</i> (Arroyo del Val)	MNCN 73141	16,04 x 8,82	28,61 x 13,8	17,98 x 12,23		
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73198		25,11 x 11,48			
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73200	14,12 x 7,42	25,76 x 11,11	17,01 x 11,17		
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73196		23,83 x 12,2	16,08 x 11,54	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNH.N.F.Sa 245		31,16 x 13,39	18,94 x 12,54	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNH.N.F.Sa 246		32,62 x 13,98	19,05 x 12,15	Holotipo	
<i>Plithocyon bruneti</i> (Chitenay)	Pont-Levoy 95	7,6 x 4,2	16,2 x 7,4			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	Fs 3833		20,34 x 8,51		Holotipo	
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	M 4837		17,81 x 8,21			
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	Fs 2373		21,5 x 8,89			
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	Fs 5165		21 x 9,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	Fs 748		19,5 x 8,5			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	Coll. Mornand		20,9 x 8,9			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d'Anjou)	MD 26			10,84 x 7,22		
<i>Plithocyon barstowensis</i> s (Barstow)	AMNH FM 20810 (d)	13,42 x 6,9	28,51 x 12,78	17,66 x 11,69	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensis</i> s (Barstow)	AMNH FM 20810 (i)		29,9 x 12,36	17,33 x 11,62	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensis</i> s (Barstow)	AMNH FM 20813	16,53 x 8,59				
<i>Plithocyon barstowensis</i> s (Barstow)	AMNH FM 20820 (d)	14,96 x 7,58	29,89 x 12,1	16,98 x 10,7		
<i>Plithocyon barstowensis</i> s (Barstow)	AMNH FM 20820 (i)		29,56 x 13,33	16,84 x 11,15		
<i>Plithocyon barstowensis</i> s (Barstow)	AMNH FM 20815a		30,36 x 12,65			
<i>Plithocyon barstowensis</i> s (Barstow)	AMNH FM 20819		30,69 x 14,05			

S29. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Olival da Suzana. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo.

Taxon (Localidad)	Especímenes	M2	Notas	Referencias
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73197	13,38 x 18,49		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	Sa 265	15,38 x 21,56		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	Sa 13973	16,73 x 20,36		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	Sa 244 (i)	15,27 x 21,86	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	Sa 244 (d)	15,52 x 22,06	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Faluns d'Anjou)	M 547	14,9 x 19,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20810	14,5 x 18,38	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20816 (d)	14,13 x 18,13		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20816 (i)	14,76 x 19,69		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20818	13,18 x 18,28		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20821 (i)	13,5 x 19,31		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20821 (d)	13,55 x 18,41		

S30. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado de los yacimientos de Olival da Suzana y Quinta da Farinheira. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo.

3.7. Cuenca de Levante



Introducción

El yacimiento paleontológico de Buñol se encuentra en el Cerro de la Cruz, en la periferia de la ciudad de Buñol, en el talud de la carretera de Buñol a Yátova (Figs. 116 A y B), a unos 40 km al oeste de Valencia (Crusafont, 1969; Belinchón y Robles, 1984). Los niveles fosilíferos aparecen en unas margas grises, azuladas o blancuzcas con lignitos, atribuidas a un depósito palustre, situado en la parte distal de un abanico aluvial (Belinchón y Robles, 1984). Estos depósitos lacustres están situados en el extremo noreste de la cuenca de la Rambla de Bosna, que consiste en un valle estrecho y alargado de orientación ENE-OSO (García et al., 1975; Santisteban et al. 1989). Esta cuenca pertenece a un conjunto de pequeñas cuencas continentales intramontañosas sinorogénicas, las “Cuenas Terciarias Valencianas”, emplazadas sobre un substrato mesozoico que se fracturó durante una fase distensiva (Paleógeno-Neógeno), lo que favoreció su relleno por sedimentos lacustres y aluviales (Santisteban et al. 1989). De acuerdo con los trabajos de Daams et al. (1977) y Daams y Freudenthal (1981), la presencia de *Megacricetodon minor primitivus* en Buñol (Daams y Freudenthal, 1974; Daams, 1976) lo sitúan en la MN4 (Aragoniense inferior), en concreto en la zona local Ca. En este trabajo se ha revisado el material atribuido a *Hemicyon stehlini* por Belinchón y Morales (1989) del yacimiento de Buñol, además del estudio de nuevos ejemplares hallados en esta localidad.

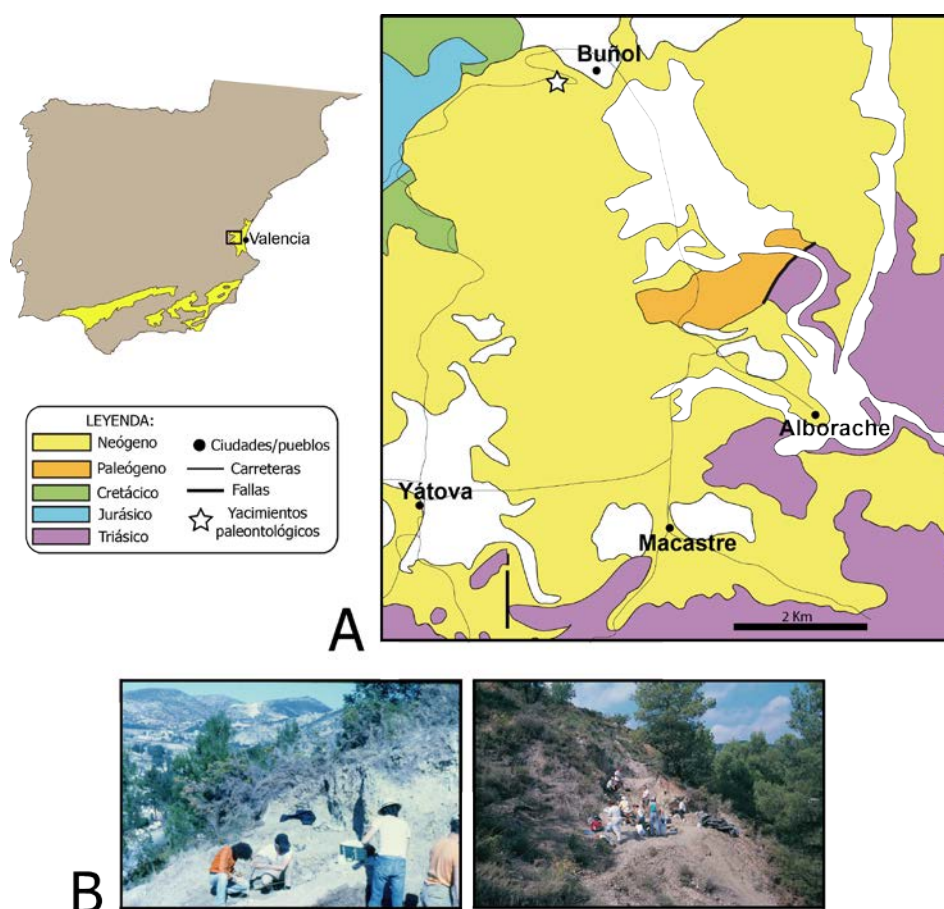


Fig. 116. **A:** mapa geológico en el extremo noreste de la Cuenca de la Rambla de Bosna, mostrando la situación del yacimiento de Buñol (Valencia). Modificado del MAGNA 1:50.000 de Cheste, nº 721 (García

Velez et al., 1980). **B:** yacimiento paleontológico de Buñol en la campaña de 1982 (izda.) y en 1997 (dcha.). Fotografías cedidas por la Dra. Margarita Belinchón.

Subfamilia Hemicyoninae Frick, 1926

Género *Hemicyon* Lartet, 1851

Hemicyon stehlini Hürzeler, 1944

Yacimiento: Buñol, Valencia

Edad: MN4 (zona local Ca, Aragoniense inferior, Mioceno inferior)

Asignación previa: los ejemplares MCN BSC 4 y MCN PaN 715 fueron atribuidos a *Hemicyon stehlini* por Belinchón y Morales (1989, Pág. 6).

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: MCN BSC 4: fragmento de maxilar izquierdo. Individuo adulto. Consta de M1-M2. **Dentición inferior aislada: m2:** MCN PaN 715 (dcho.). Medidas realizadas en la Tabla 29.

Descripción

Fragmento de maxilar (MCN BSC 4) (Fig. 117.1): en la porción ósea en la que están insertados los dos molares, se conserva parte del arco cigomático, cuyo origen rostral se encuentra en el M2.

El M1 es subcuadrado y tiene su mayor longitud en el lado labial. En este lado destaca un cóngulo importante que rodea al paracono y metacono, y el esmalte está deteriorado a la altura del metacono. Ambas cúspides son cónicas, prácticamente del mismo tamaño y se encuentran al mismo nivel. El paracono es más alto que el metacono. El ápice del paracono tiene una faceta de desgaste grande e inclinada en sentido labial, y este desgaste se extiende por toda la ladera mesial y parte de la distal. En esta última, hay una crista que se enfrenta con la crista mesial del metacono. El ápice del metacono presenta una faceta de desgaste más pequeña e inclinada lingualmente. De su ladera distal desciende una segunda crista, que se une con el cóngulo labial. En el extremo mesolingual del paracono y en el lado lingual del metacono se observan unas cristas pequeñas, que se unen a la rama mesial y distal de la crista media, respectivamente. La crista del paracono desciende en sentido mesial y la del metacono está más borrada y es perpendicular a la crista media. Esta última está deteriorada. La rama mesial de la crista media forma un arco grande, en su ascenso hacia la región mesolabial del diente. Su rama distal es robusta, más corta que la mesial y se une perpendicularmente al lado distal del diente. El extremo mesolingual está poco desarrollado y en él destaca un cóngulo

importante que se engrosa hacia la región distal, donde está más deteriorado. El lado mesial está peor conservado que el distal.

El M2 es subrectangular y de forma arriñonada. La zona con más deterioro del esmalte es la mesolabial. A lo largo del lado labial destaca un cóngulo bien definido, que rodea a un paracono mucho más grande y más alto que el metacono. Ambas cúspides son cónicas y el metacono está bastante desplazado hacia la región lingual, con respecto al paracono. Este desplazamiento genera una inclinación muy fuerte del lado labial, en sentido distal. El ápice del paracono está un poco más deteriorado que el del metacono, y de ellos descienden una crista mesial y otra distal. La crista distal del paracono contacta con la mesial del metacono, y las otras dos restantes se unen al cóngulo. En el lado lingual del metacono hay otra crista que se une perpendicularmente a la crista media. La rama mesial de esta crista está muy deteriorada, aunque aún se intuye el gran arco que forma en su ascenso hacia la zona mesolabial. Su rama distal se conserva mejor, es mucho más corta y se une ligeramente oblicua al extremo distolingual del diente. En el lado lingual destaca un cóngulo bien definido, que se engrosa hacia la región distal, y está más deteriorado en sus extremos mesial y distal.

Dentición inferior aislada:

m2 (MCN PaN 715) (Fig. 117.7): es un diente elíptico y alargado mesodistalmente. En el extremo mesial se observa una faceta grande y triangular para el m1 y en el borde distal hay otra faceta más pequeña y ovalada, para el m3. El lado labial está mucho más tendido que el lingual y presenta un cóngulo mejor definido en las zonas mesial y media. En la región distal, este cóngulo se proyecta muy poco distalmente. El protocónido es más grande que el metacónido, y este último está un poco desplazado en sentido distal. El protocónido está mucho más desgastado que el metacónido. La faceta de desgaste del protocónido se inclina en sentido mesolingual y la del metacónido lo está mesolabialmente. La crístida labial del metacónido contacta con lo poco que se conserva de la crístida lingual del protocónido, en una hendidura central pequeña. Esto divide al diente en dos cuencas someras. En el extremo mesolingual de la crístida que rodea a la cuenca del trigónido, hay un paracónido reducido y con un cierto deterioro. En el lado labial del talónido destaca un hipocónido bajo, grácil y situado en posición distal. Su crístida mesial contacta con el metacónido y la distal se une a la crístida lingual, cerrando la cuenca del talónido. Esta se inclina en sentido mesial. La muralla lingual es alta. La crístida lingual queda interrumpida por el desgaste que afecta a gran parte del lado lingual del talónido. Bajo la corona, la raíz distal se conserva mucho mejor que la mesial.

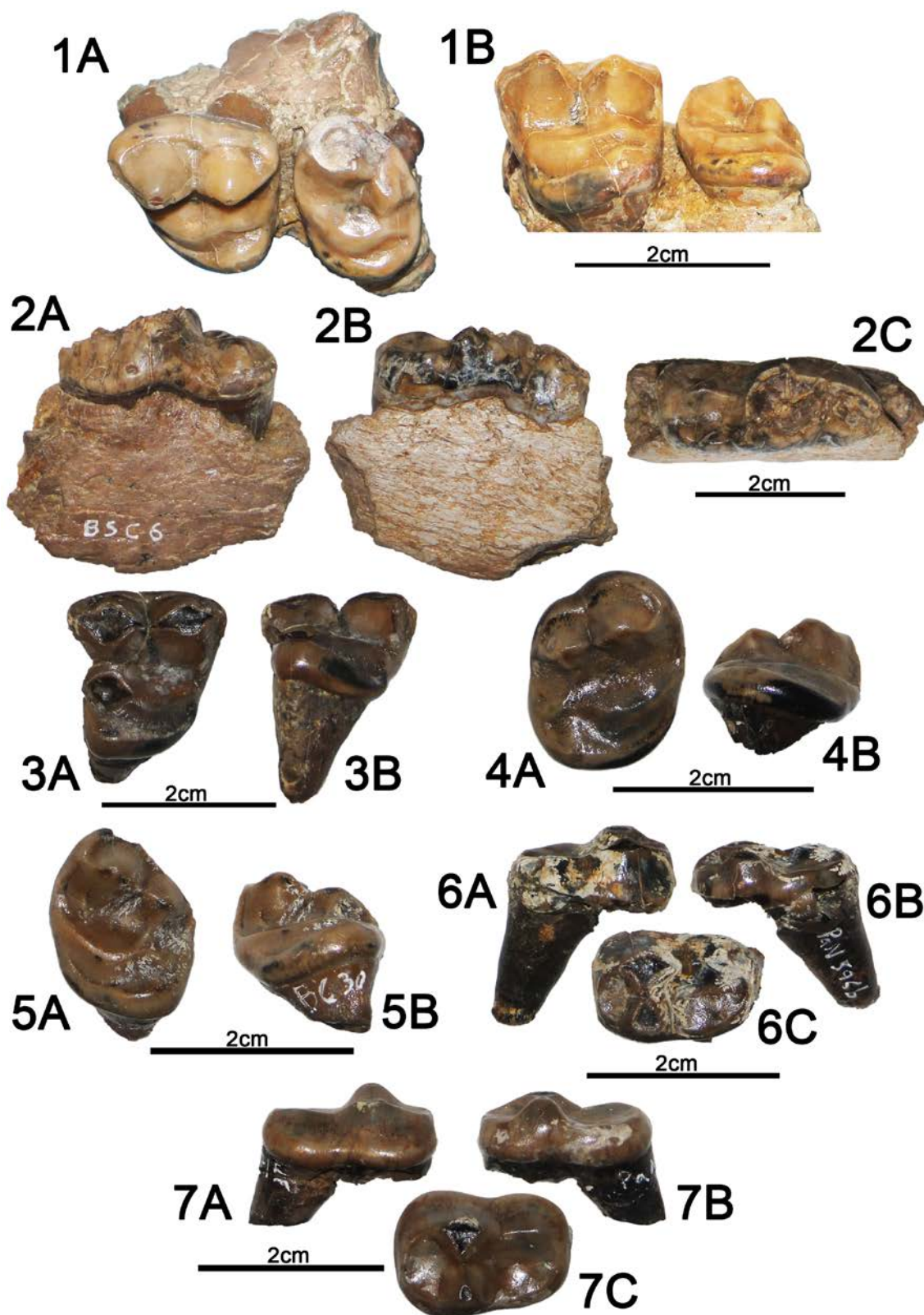


Fig. 117. Restos fósiles de Buñol (Valencia). 1, MCN BSC 4, fragmento de maxilar izquierdo de *Hemicyon stehlini*: 1A, vista oclusal; 1B, vista lingual. 2, MCN BSC 6, fragmento de hemimandíbula izquierda de *Plithocyon* cf. *barstowensis*: 2A, vista labial; 2B, vista lingual; 2C, vista oclusal. 3, MCN PaN 596a, M1 derecho de Hemicyonidae indet.: 3A, vista oclusal; 3B, vista lingual. 4, MCN BC 29, M2 derecho de Hemicyonidae indet.: 4A, vista oclusal; 4B, vista lingual. 5, MCN BC 30, M2 izquierdo de Hemicyonidae indet.: 5A, vista oclusal; 5B, vista lingual. 6, MCN PaN 596b, m2 derecho de Hemicyoninae indet.: 6A,

vista labial; **6B**, vista lingual; **6C**, vista oclusal. **7**, MCN PaN 715, m2 derecho de *Hemicyon stehlini*: **7A**, vista labial; **7B**, vista lingual; **7C**, vista oclusal.

Especímenes	M1	M2	LM1+M2	m2
MCN BSC 4 (d)	17,12 x 19,11	12,06 x 18,12	30,41	
MCN PaN 715 (d)				19,19 x 13,66

Tabla 29. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior e inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Buñol. Abreviaturas: **d**, lado derecho.

Discusión

La gran estrechez y alargamiento de las superficies oclusales de los molares superiores y la morfología general del m2 recuerdan a otros dientes homólogos, considerados como hemiciónidos. El M1 de MCN BSC 4 tiene un extremo mesolingual poco desarrollado como en: *Zaragocyon*, *Phoberocyon*, *Hemicyon stehlini*, *H. gargan*, *Dinocyon*, *Plithocyon armagnacensis* y *Pl. barstowensis*. Y una rama distal de la crista media robusta que difiere de *Zaragocyon* y *Phoberocyon*. La parte labial del lado distal en el diente estudiado se conserva bien y no presenta la fuerte inclinación en sentido distal de los dientes de *H. gargan*. La talla de este molar es más pequeña que *Dinocyon*, *Pl. armagnacensis* y *Pl. barstowensis*, pero cercana a *H. stehlini* de Quinta da Barbacena (MN4, Va), Artesilla (MN4), els Casots (MN4), El Terrero (MN5) y otros ejemplares de Europa atribuidos a este taxón (Fig. 118). El M2 de MCN BSC 4 no aporta ninguna información, salvo por la mayor migración de su metacono hacia la región lingual, en comparación con el resto de M2 de Buñol y su talla se acerca de nuevo, a los dientes de Artesilla, els Casots, El Terrero y a los ejemplares europeos (Fig. 118). Por lo que este individuo mantiene su atribución a *Hemicyon stehlini*.

El m2 estudiado presenta un paracónido reducido y una muralla lingual del talónido alta, similar a *Plithocyon* y *Hemicyon*. En *Plithocyon*, difiere del ejemplar de Olival da Suzana (MN5, Vb) (hemimandíbula con p4-m2), de *Pl. barstowensis* y del holotipo de *Pl. armagnacensis* de Sansan (MN6) (MNHN.F.Sa 244-246) por tener: un hipocónido más bajo, grácil y situado en posición distal; y una cuenca del talónido inclinada en sentido mesial. La cuenca del talónido en *Pl. bruneti*, los dos ejemplares de Arroyo del Val (MN6) (MNCN 73141, MNCN 73142) y en *Pl. barstowensis* también se inclina en sentido mesial. Pero la talla del diente de Buñol es más grande que *Pl. bruneti* y *Pl. barstowensis*, y los dientes de Arroyo del Val tienen un hipocónido más robusto. En *Hemicyon*, *H. sansaniensis* y *H. stehlini* comparten con MCN PaN 715 el tener un hipocónido grácil y situado en posición distal. Sin embargo, se diferencia de *H. sansaniensis* por una menor altura del hipocónido y una inclinación en sentido mesial de la cuenca del talónido. Estos dos caracteres recuerdan más a los ejemplares de *H. stehlini* como los de Artesilla (MPZ-16504, MPZ-16505), els Casots (IPS10092, IPS24120, IPS 10100), Montréal du Gers (MN4) (MHNT.PAL.2004.0.67.2) y el holotipo de Pontlevoy (MN5) (No.969), aunque estos son más pequeños (Fig. 119). Así, MCN PaN 715 también mantiene su determinación como *Hemicyon stehlini*.

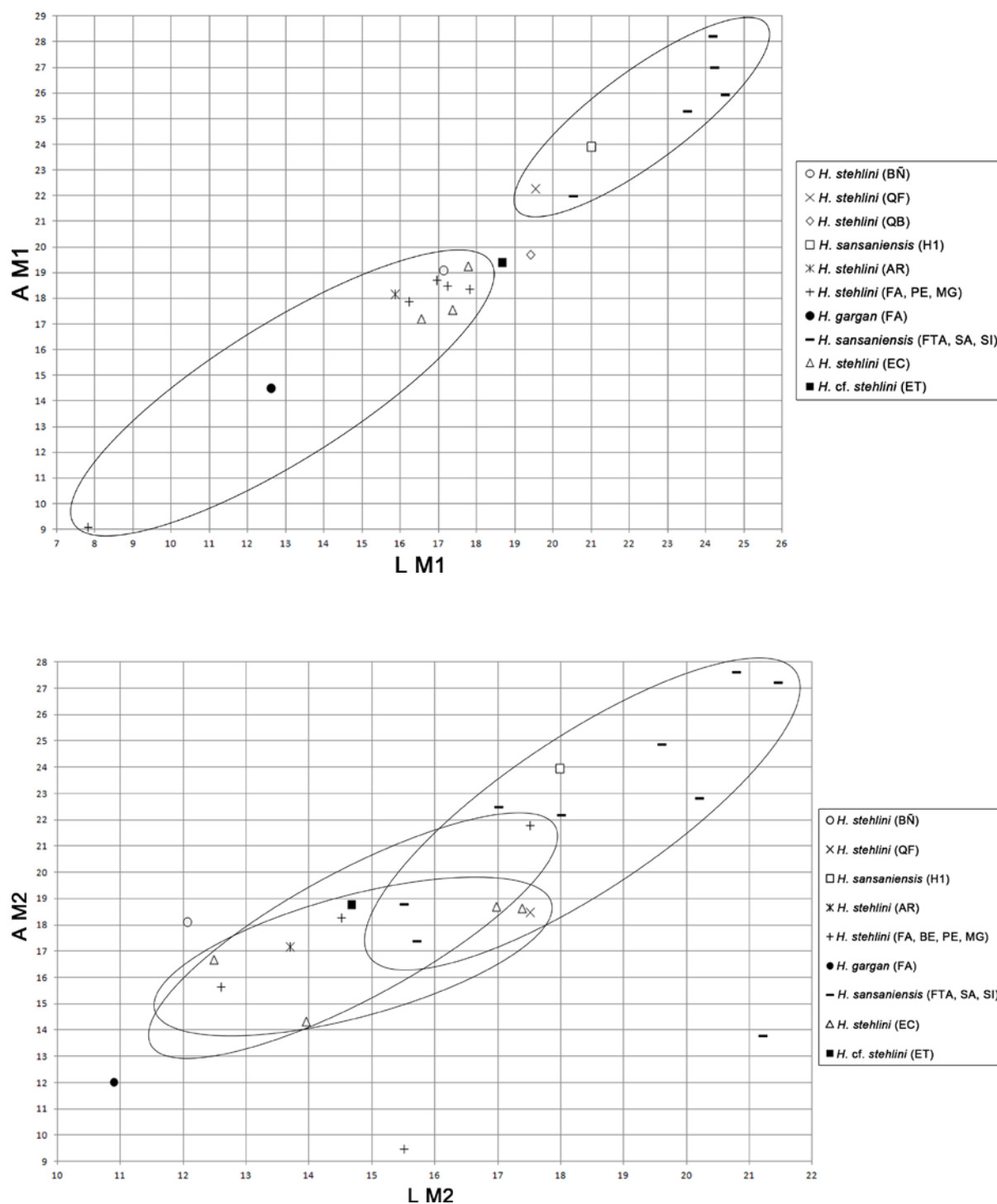


Fig. 118. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de Buñol. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **BE**, Bézian; **BÑ**, Buñol; **EC**, Els Casots; **ET**, El Terrero; **FA**, Faluns d'Anjou; **FTA**, Faluns de Touraine y d'Anjou; **H1**, Henares 1; **MG**, Montréal du Gers; **PE**, Pellicahus; **QB**, Quinta da Barbacena; **QF**, Quinta da Farinheira; **SA**, Sansan; **SI**, Simorre. Medidas empleadas en la Tabla S31 (ver material suplementario).

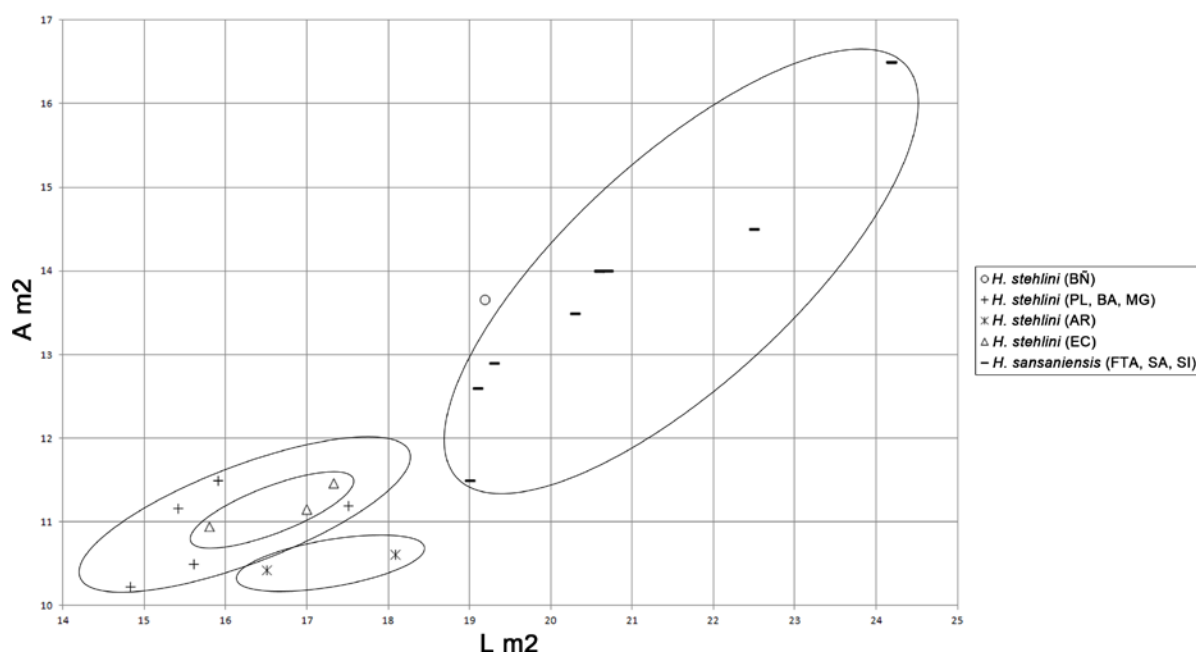


Fig. 119. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Buñol. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **BA**, Baigneaux; **BÑ**, Buñol; **EC**, Els Casots; **FTA**, Faluns de Touraine y d'Anjou; **MG**, Montréal du Gers; **PL**, Pontlevoy; **SA**, Sansan; **SI**, Simorre. Medidas empleadas en la Tabla S32 (ver material suplementario).

Género *Plithocyon* Ginsburg, 1955

Plithocyon cf. *barstowensis* (Frick, 1926)

1989-*Hemicyon stehlini* Hürzeler. Belinchón y Morales, Pl. I, Fig. 9

Yacimiento: Buñol, Valencia

Edad: **MN4** (zona local Ca, Aragoniense inferior, Mioceno inferior)

Asignación previa: el ejemplar MCN BSC 6 fue atribuido a *Hemicyon stehlini* por Belinchón y Morales (1989, Pág. 6).

MATERIAL ESTUDIADO:

Material craneal: MCN BSC 6: fragmento de hemimandíbula izquierda. Individuo adulto. Consta de m1. **Dentición inferior aislada:** m1: MCN Bñ 44 (izdo.). Medidas (en mm): m1 (MCN BSC 6)=29,62 x 12,63; m1 (MCN Bñ 44)=28,85 x 12,51

Descripción

Fragmento de hemimandíbula (MCN BSC 6) (Fig. 117.2): en el fragmento óseo en el que está insertado el m1, no se observa ningún elemento relevante.

El m1 es elíptico y alargado mesodistalmente. El borde mesial es estrecho y está mal conservado. El extremo distal es más amplio, se inclina ligeramente en sentido distal y presenta una faceta grande y ovalada para el m2. El esmalte del lado lingual está mucho peor conservado que en el lado labial. El metacónido es la cúspide mejor conservada del trigónido, pero en ninguna de las tres cúspides hay elementos reconocibles. En vista oclusal, el paracónido está un poco girado hacia el lado lingual, generando un recorrido sigmoidal con las otras dos cúspides del trigónido y las dos linguales del talónido. El metacónido está bastante desarrollado. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=20,15^*$ mm; $L_{tal}=12,78$ mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido grácil y desgastado, tanto en la zona apical como a lo largo de su crístida distal, mientras que la crístida mesial contacta con el lado distal del protocónido. A pesar de la gran faceta de desgaste que afecta a la zona labial, entre el protocónido y el hipocónido, puede verse que la constricción labial es muy débil. La cuenca es somera y en el lado lingual está flanqueada por dos cúspides altas y relativamente bien conservadas, donde la mesial es más grande y más alta que la distal. La muralla lingual es alta.

Dentición inferior aislada:

m1 (MCN Bñ 44) (Fig. 120): es un diente alargado y elíptico mesodistalmente. El extremo mesial es estrecho y redondeado, mientras que el distal es más amplio y está ligeramente inclinado en sentido distal. En este último hay una faceta pequeña y ovalada para el m2. El esmalte está bastante deteriorado en el lado labial y en el lado lingual del trigónido. El protocónido es la cúspide más grande y más alta del trigónido, seguido del paracónido y del metacónido. El lado mesial del protocónido se conserva muy mal y por su ladera distal desciende una crístida. Entre el protocónido y el paracónido aún se observa una hendidura importante, especialmente en el lado labial. La ladera mesial del paracónido es la zona más deteriorada de esta cúspide y se inclina en sentido distal. El ápice apunta en sentido opuesto y de él desciende parte de su crístida distal. En vista oclusal, el paracónido se gira ligeramente hacia el lado lingual, formando un recorrido sigmoidal con el resto de cúspides del trigónido y las linguales del talónido. El ápice y las laderas mesial y distal del metacónido están deteriorados. Esta cúspide está bastante desarrollada y se sitúa en posición distal, con respecto al protocónido. El trigónido es más largo que el talónido ($L_{tri}=20,35$ mm; $L_{tal}=14,11$ mm). En el lado labial del talónido destaca un hipocónido alto, grácil, y en posición mesial. Del ápice del hipocónido descienden dos crístidas, una mesial que contacta con la ladera distal del protocónido y otra distal que cierra a la cuenca somera del talónido, en su unión con la crístida lingual. La cuenca se inclina en sentido distal. La muralla lingual del talónido es alta y sobre ella destacan dos cúspides altas. La mesial (entocónido) está más deteriorada, y es más grande y más alta que la distal (entoconúlido).



Fig. 120. Dentición inferior aislada de *Plithocyon* cf. *barstowensis* de Buñol (Valencia). MCN Bñ 44, m1 izquierdo: **A**, vista lingual; **B**, vista labial; **C**, vista oclusal.

Discusión

La morfología de los m1 de Buñol es similar a la de otros hemiciónidos, especialmente por el escaso desarrollo del metacónido. La altura importante de las cúspides linguales del talónido en ambos dientes y del hipocónido en MCN Bñ 44 recuerdan a *Phoberocyon* y a *Plithocyon*. Pero difieren del primero por: el entocónido es más grande y más alto que el entoconúlido; el hipocónido de MCN Bñ 44 se encuentra en posición mesial; la constricción labial de MCN BSC 6 es más débil; la muralla lingual del talónido es más alta; y la cuenca del talónido de MCN Bñ 44 se inclina en sentido distal. Todos estos caracteres también son compartidos por *Plithocyon*. Dentro de este género se ha visto que el hipocónido puede ser robusto, como en molares aislados de *Pl. bruneti* de Faluns d' Anjou (MN3) (Fs 3833, Fs 2373, M 4837), la hemimandíbula con p4-m2 de Olival da Suzana (MN5, Vb), en los ejemplares de Arroyo del Val (MN6) (MNCN 73141, MNCN 73142) y en el holotipo de *Pl. armagnacensis* de Sansan (MN6). O bien, mucho más grácil como en los ejemplares estudiados y en *Pl. barstowensis* de Barstow (California) (MN5). La constricción labial débil de MCN BSC 6 se asemeja al del holotipo de *Pl. barstowensis* (AMNH FM 20810), aunque hay molares atribuidos a este taxón con una protuberancia importante entre el protocónido y el hipocónido, como en Arroyo del Val o en el holotipo de *Pl. armagnacensis*. En *Pl. bruneti* y en el ejemplar de La Retama (MN5) (MNCN 73196) la constricción labial es mayor. Las tallas de MCN BSC 6 y MCN Bñ 44 se encuentran dentro de los rangos de variación de *Pl. barstowensis* y *Pl. armagnacensis* (Fig. 121). Por todo ello, estos ejemplares se han clasificado como *Plithocyon* cf. *barstowensis*.

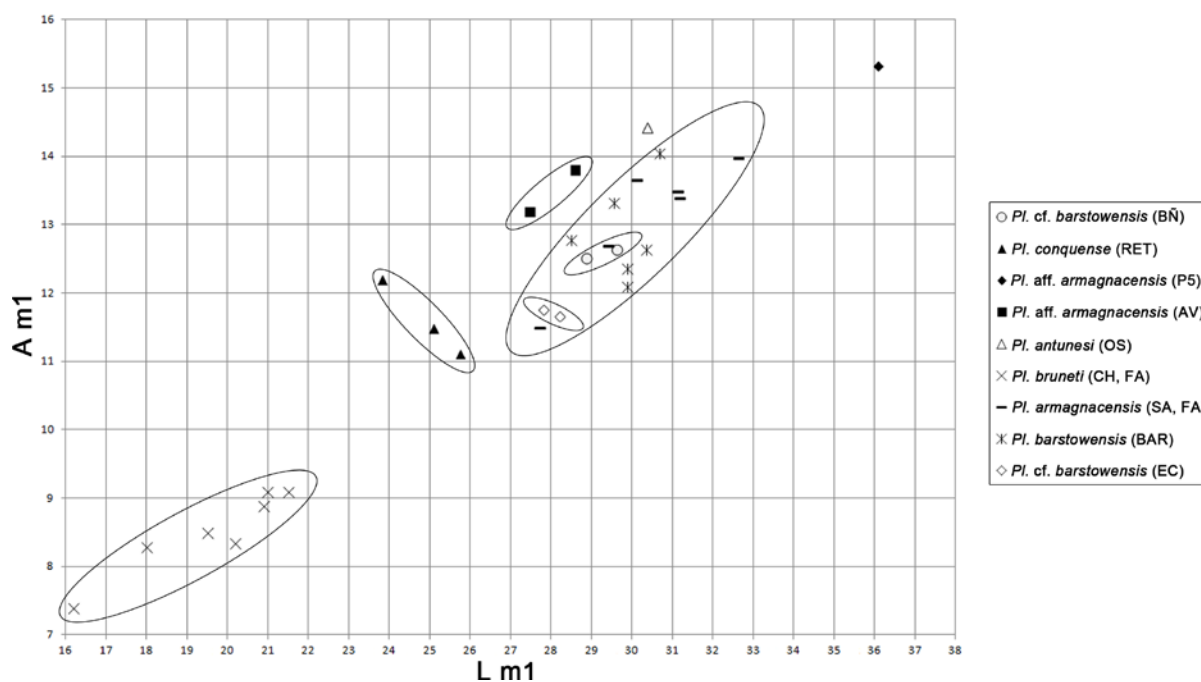


Fig. 121. Diagramas de longitud frente anchura de la dentición inferior de Hemicyonidae del yacimiento de Buñol. Abreviaturas: **AV**, Arroyo del Val; **BAR**, Barstow; **BÑ**, Buñol; **CH**, Chitenay; **EC**, Els Casots; **FA**, Faluns d'Anjou; **OS**, Olival da Suzana; **P5**, Paracuellos 5; **RET**, La Retama; **SA**, Sansan. Medidas empleadas en la Tabla S33 (ver material suplementario).

Hemicyoninae indet.

1989- *Hemicyon stehlini* Hürzeler. Belinchón y Morales

Yacimiento: Buñol, Valencia

Edad: MN4 (zona local Ca, Aragoniense inferior, Mioceno inferior)

Asignación previa: en el trabajo de Belinchón y Morales (1989, Pág. 6) se mencionan dos m2 atribuidos a *Hemicyon stehlini*, y con las siglas MCN PaN 596a y MCN PaN 596b. Al no estar figurados, se desconoce cual de ellos pertenece al ejemplar MCN PaN 596b estudiado.

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición inferior aislada: m2: MCN PaN 596b (dcho.). Medidas (en mm): m2=17,68* x 12,23*

Descripción

m2 (MCN PaN 596b) (Fig. 117.6): es un diente elíptico y alargado mesodistalmente. La corona está rota en las zonas mesial, mesolingual y distolingual, y el esmalte está mucho más deteriorado en la región distolabial. El lado mesolabial está más tendido que el mesolingual. El

protocónido es más grande que el metacónido. Ambas cúspides están muy desgastadas. La faceta de desgaste del protocónido es más grande que la del metacónido y se inclina en sentido mesolabial. Este desgaste se continua de manera más tenue, por la ladera mesolabial y afectando a parte de la crístida mesial del protocónido. La faceta del metacónido se inclina en sentido mesolingual. El contacto de ambas cúspides divide al diente en dos cuencas someras. Sus crístidas mesiales se conservan relativamente bien, a diferencia de las laderas distales. En el lado labial del talónido, sólo se observa parte de la crístida mesial del hipocónido, el lado lingual está muy deteriorado y la cuenca se inclina en sentido mesial. Bajo la corona se conserva la raíz distal.

Discusión

La morfología de este diente recuerda a la de otros dientes homólogos, considerados como hemiciónidos. La clasificación de este ejemplar como Hemicyoninae indet. viene dada por la baja altura del extremo mesolingual, con respecto al metacónido, muy diferente de *Phoberocyon*. Este carácter podría deberse a la ausencia o al escaso desarrollo del paracónido, pero la zona mesolingual en MCN PaN 596b muestra un cierto deterioro. El otro carácter observable es la inclinación en sentido mesial de la cuenca del talónido, sin embargo, se ha visto que el sentido de inclinación puede variar a nivel de género, inter- e intraespecífico.

Hemicyonidae indet.

1989-*Hemicyon stehlini* Hürzeler. Belinchón y Morales, Pág. 6

Yacimiento: Buñol, Valencia

Edad: MN4 (zona local Ca, Aragoniense inferior, Mioceno inferior)

Asignación previa: los ejemplares MCN PaN 596a (M1), MCN LO 13, MCN LO 14, MCN BC 29 y MCN BC 30 fueron atribuidos a *Hemicyon stehlini* por Belinchón y Morales (1989, Pág. 6).

MATERIAL ESTUDIADO:

Dentición superior aislada: **M1:** MCN PaN 596a (dcho.), MCN Bñ 51 (izdo.); **M2:** MCN BSC 31 (izdo.), MCN LO 13 (izdo.), MCN LO 14 (dcho.), MCN BC 29 (dcho.), MCN BC 30 (izdo.). Medidas realizadas en la Tabla 30.

Descripción

M1 [MCN PaN 596a (Fig. 117.3), MCN Bñ 51 (Fig. 122.1)]: el fragmento óseo en el que está insertado MCN Bñ 51 no proporciona ninguna información. Ambos ejemplares son subcuadrados y el lado labial es más largo que el lingual. El esmalte en MCN PaN 596a se

conserva mucho mejor, pero casi todo su lado distal está roto. En MCN Bñ 51 el lado mesial es la parte peor conservada, seguida del extremo distolingual. En el lado labial destaca un cóngulo bastante desarrollado, que rodea al paracono y metacono. Estas dos cúspides tienen un tamaño similar, se sitúan al mismo nivel y están muy desgastadas. En MCN PaN 596a, la faceta de desgaste del paracono es más pequeña que la del metacono y se inclina en sentido distolabial, mientras que la faceta del metacono lo está distolingualmente. En MCN Bñ 51 la faceta de desgaste del paracono es mucho más grande que la del metacono. La faceta del paracono se inclina en sentido lingual y la del metacono distolabialmente. Aún se intuyen las cristas mesial del paracono de MCN PaN 596a y la distal del metacono de MCN Bñ 51, que descienden hacia el cóngulo. La crista media de ambos ejemplares se conserva muy mal y sólo se intuye su gran arco mesial, que en MCN PaN 596a queda interrumpido por una faceta de desgaste importante e inclinada distolingualmente. El borde mesolingual de MCN PaN 596a está poco desarrollado y el lado mesial está bastante inclinado en sentido distal. En la parte mesolabial de este diente hay una faceta triangular, seguramente para articular con el P4. En el lado lingual de los dos dientes destaca un cóngulo importante que se engrosa considerablemente hacia la región distal. En este punto MCN PaN 596a presenta una faceta de desgaste pequeña e inclinada distolabialmente. Bajo la corona de MCN Bñ 51 se conservan bastante bien las raíces mesial, distal y lingual, mientras que en MCN PaN 596a sólo se observa la raíz lingual.

M2 [MCN BSC 31 (Fig. 122.2), MCN LO 13 (Fig. 122.3), MCN LO 14 (Fig. 122.4), MCN BC 29 (Fig. 117.4), MCN BC 30 (Fig. 117.5)]: es un diente subrectangular (MCN LO 13, MCN LO 14, MCN BC 29, MCN BC 30) ó más subcuadrado (MCN BSC 31) y con una forma arriñonada. El esmalte de MCN BSC 31 está mucho más corroído que en los otros dientes, mientras que en MCN BC 29 y MCN BC 30 es donde mejor se conserva. El lado labial de MCN BC 30 está roto, y en MCN BC 29 está mejor conservado que en MCN LO 13 y MCN LO 14. En este lado destaca un cóngulo bien definido que rodea al paracono y metacono. El paracono es mucho más grande y más alto que el metacono y están separados por una hendidura central en MCN BC 29 y MCN BC 30. El metacono está bastante desplazado hacia la región lingual, con respecto al paracono, generando una fuerte inclinación del lado labial en sentido distal. En MCN BC 29 el paracono y metacono están mejor conservados que en MCN BC 30, en MCN LO 13 el paracono está más deteriorado que el metacono y en MCN LO 14 estas dos cúspides están muy corroidas. En MCN BC 29 y MCN BC 30, de ambas cúspides descienden una crista mesial y otra distal, con dos de ellas enfrentadas en la hendidura central. En MCN BC 29, la unión de la crista mesial del paracono con el cóngulo, forma un parastilo pequeño. En la zona mesolingual del paracono de MCN BC 30 hay una crista pequeña que se prolonga en sentido distal y no llega a unirse a la crista media. De la parte mesolingual del metacono de MCN BC 29 y MCN BC 30 desciende una tercera crista, que en MCN BC 29 está muy deteriorada y en MCN BC 30 se prolonga muy oblicua y en sentido mesial, hasta unirse con la crista media. En el paracono y metacono de MCN LO 13 aún se observan sus cristas mesiales. La rama mesial de la crista media es grácil en MCN BC 29 y MCN BC 30, y forma un arco grande en su ascenso hacia la región mesolabial del diente, como en MCN LO 14. La rama distal de esta crista en MCN BC 30 está menos deteriorada que en MCN BC 29, pero la parte más distal de esta rama se conserva mucho mejor en este último diente y en ambos ejemplares, se dirige hacia la región distolingual del

diente. En el lado lingual de MCN BC 29 y MCN BC 30 destaca un cíngulo importante y mejor definido en MCN BC 30, que se engrosa considerablemente hacia la zona distal. En MCN BC 29 está deteriorado en su zona mesial y queda interrumpido en su parte distal por una faceta de desgaste pequeña e inclinada en sentido distal, y en MCN BC 30 presenta otra faceta más grande en la zona distal y dirigida labialmente. El lado lingual de los otros tres dientes está muy mal conservado y el borde mesolingual de MCN LO 14 está roto. Bajo la corona de MCN LO 13 las raíces mesial y distal están rotas, en MCN LO 14 la raíz mesial está mejor conservada que la distal y la lingual, en MCN BC 29 las tres raíces están muy deterioradas y en MCN BC 30 sólo se conserva la raíz lingual.

Especímenes	M1	M2
MCN PaN 596a (d)	18,56 x 19,82	
MCN Bn 51 (i)	17,80 x 18,51	
MCN BSC 31 (i)		13,27 x 15,59
MCN LO 13 (i)		15,89 x 20,16
MCN LO 14 (d)		16,01 x 20,21
MCN BC 29 (d)		15,50 x 19,35
MCN BC 30 (i)		14,70 x 17,97

Tabla 30. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de la dentición superior de Hemicyonidae del yacimiento de Buñol. Abreviaturas: **d**, lado derecho; **i**, lado izquierdo.

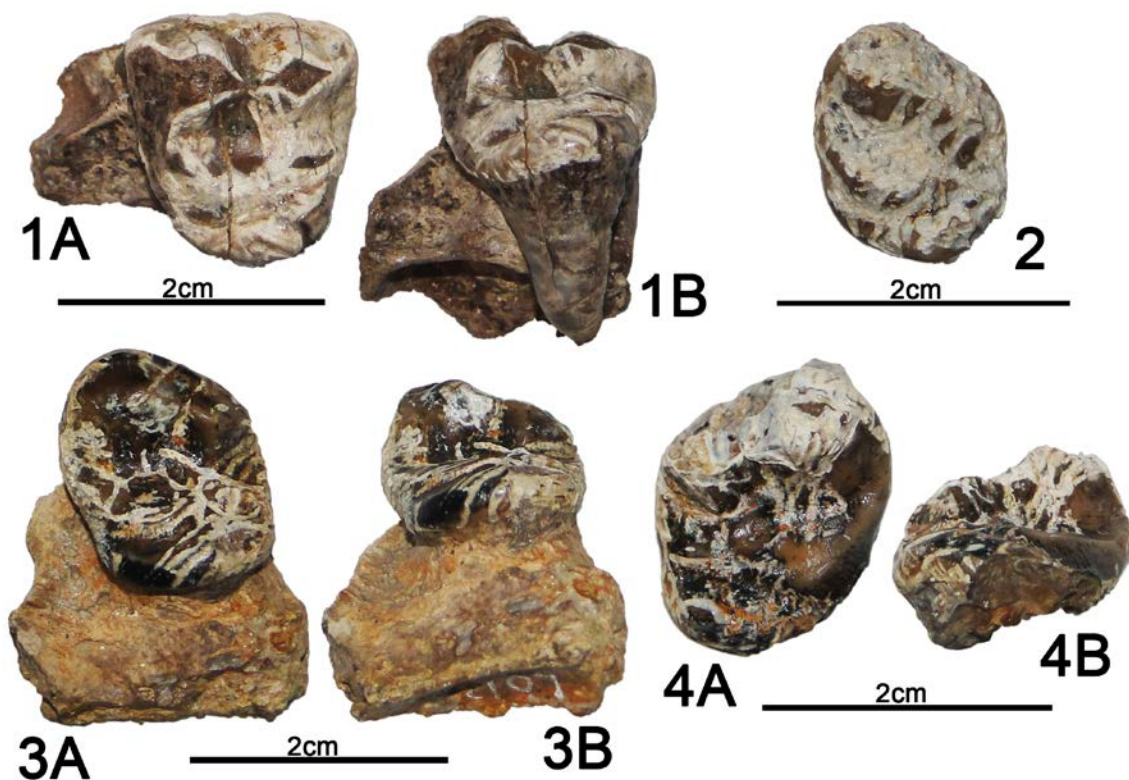
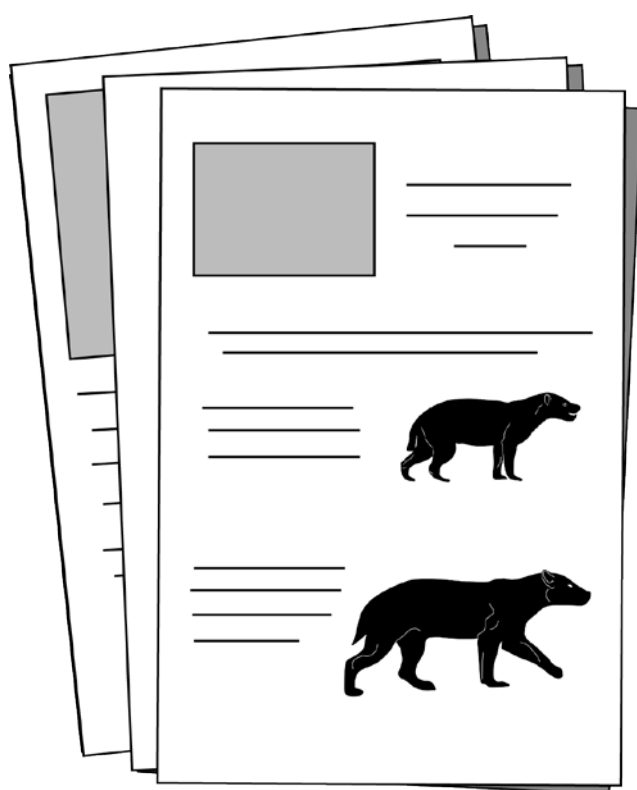


Fig. 122. Restos fósiles de Hemicyonidae indet. de Buñol (Valencia). **1**, MCN Bñ 51, M1 izquierdo: **1A**, vista oclusal; **1B**, vista lingual. **2**, MCN BSC 31, M2 izquierdo: vista oclusal. **3**, MCN LO 13, M2 izquierdo: **3A**, vista oclusal; **3B**, vista lingual. **4**, MCN LO 14, M2 derecho: **4A**, vista oclusal; **4B**, vista lingual.

Discusión

Los molares superiores se han considerado de hemiciónidos por la superficie oclusal significativamente estrecha y alargada. En los M1, MCN Bñ 51 no proporciona ninguna información, pero MCN PaN 596a presenta un extremo mesolingual poco desarrollado. Sin embargo, este carácter se ha visto en algunas especies de *Hemicyon* (*H. stehlini* y *H. gargan*), *Dinocyon*, *Zaragocyon*, *Plithocyon* y *Phoberocyon*, por lo que sólo con este carácter no es posible precisar más en su clasificación. En los M2 (MCN BSC 31, MCN LO 13, MCN LO 14) la crista media está muy deteriorada como para conocer el grado de robustez y altura del protocono y metacono, caracteres que ayudarían a clasificar a estos tres dientes a nivel de género y especie. En MCN BC 29 y MCN BC 30 se observa una rama mesial de la crista media grácil, un carácter que comparten con *Phoberocyon*, *H. sansaniensis*, *H. stehlini*, *Pl. barstowensis* y el ejemplar de La Retama (MN5) (MNCN 73197). Las tallas de estos dos M2 son más pequeñas que *H. sansaniensis*, pero son cercanas o están dentro de los rangos de variación del resto de taxones mencionados. Esto unido a la mala conservación de la rama distal de la crista media, impide progresar más en su determinación. Por ello, todos estos ejemplares se han clasificado como Hemicyonidae indet.

Material Suplementario



Taxón (Localidad)	Especímenes	M1	M2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon stehlini</i> (Quinta da Barbacena)	s/n	19,39 x 19,72			
<i>Hemicyon stehlini</i> (Quinta da Farinheira)	s/n	19,52 x 22,27	17,51 x 18,5		
<i>Hemicyon cf. stehlini</i> (El Terrero)	MNCN 73968	18,68 x 19,40			
<i>Hemicyon cf. stehlini</i> (El Terrero)	MNCN 73970		14,67 x 18,76		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16503	15,86 x 18,18	13,69 x 17,19		
<i>Hemicyon stehlini</i> (els Casots)	IPS10071	17,34 x 17,56	12,48 x 16,69		
<i>Hemicyon stehlini</i> (els Casots)	IPS10074	16,52 x 17,23	13,95 x 14,34		
<i>Hemicyon stehlini</i> (els Casots)	IPS24127	17,75 x 19,26			
<i>Hemicyon stehlini</i> (els Casots)	IPS24126		16,97 x 18,70		
<i>Hemicyon stehlini</i> (els Casots)	IPS10089		17,38 x 18,65		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	MD 13	17,8 x 18,4			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Faluns d' Anjou)	s/n		14,5 x 18,3		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Bezian)	Be 7402		17,5 x 21,8		Ginsburg y Bulot (1982)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pellicahus)	LRM 786	7,8 x 9,1			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pellicahus)	Coll. Bulot		15,5 x 9,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montreal du Gers)	NO 36	17,21 x 18,53			
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montreal du Gers)	BÉON D3 165	16,94 x 18,74			
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montreal du Gers)	MHNT.PAL.2004.0.67.1	16,2 x 17,9	12,58 x 15,67		
<i>Hemicyon gargan</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 6412	12,6 x 14,5	10,9 x 12	Holotipo	Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Henares 1)	MNCN 49363	21 x 23,92	17,98 x 23,97		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Fs 436	23,5 x 25,3			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4819	20,5 x 22			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Fs 2947		15,7 x 17,4		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 40		17 x 22,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 41		15,5 x 18,8		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 3861		18 x 22,2		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	SAN 347	24,48 x 25,95	21,44 x 27,24		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SIM 1995 29	24,15 x 28,23	20,78 x 27,64		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 329	24,2 x 27			Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	Si 330		19,6 x 24,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SML 362		20,2 x 22,85		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SEP 149		21,2 x 13,8		Ginsburg y Morales (1998)

S31. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Buñol.

Taxón (Localidad)	Especímenes	m2	Notas	Referencias
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pontlevoy)	No. 969	15,41 x 11,17	Holotipo	
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pontlevoy)	Muséum Paris FP 2640	15,9 x 11,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Pontlevoy)	Muséum Paris FP 2282	15,6 x 10,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Baigneaux)	Bale S.O. 6728	17,5 x 11,2		Kuss (1965)
<i>Hemicyon stehlini</i> (Montreal du Gers)	MHNT.PAL.2004.0.67.2	14,82 x 10,23		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16504	16,5 x 10,43		
<i>Hemicyon stehlini</i> (Artesilla)	MPZ-16505	18,08 x 10,61		
<i>Hemicyon stehlini</i> (els Casots)	IPS24120	16,99 x 11,15		
<i>Hemicyon stehlini</i> (els Casots)	IPS10092	15,79 x 10,95		
<i>Hemicyon stehlini</i> (els Casots)	IPS10100	17,32 x 11,46		
<i>H. sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	MD 42	20,6 x 14		Ginsburg y Morales (1998)
<i>H. sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	Fs 439	19,3 x 12,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>H. sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 3974a	19 x 11,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>H. sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 3974b	22,5 x 14,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>H. sansaniensis</i> (Faluns de Touraine y d' Anjou)	M 4807	19,1 x 12,6		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Sa 231	20,6 x 14		Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	SAN 348	24,19 x 16,5		
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Sansan)	Ss 151	20,3 x 13,5		Peigné (2012)
<i>Hemicyon sansaniensis</i> (Simorre)	SEP.54	20,7 x 14		Ginsburg y Morales (1998)

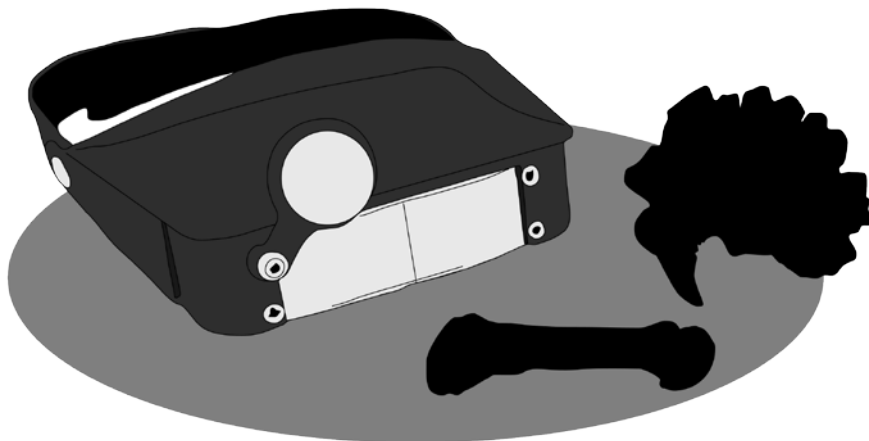
S32. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Buñol.

Taxón (Localidad)	Especímenes	m1	Notas	Referencias
<i>Plithocyon bruneti</i> (Chitenay)	s/n	16,2 x 7,4		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 3833	20,2 x 8,35	Holotipo	Ginsburg (1980)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	M 4837	18 x 8,3		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 2373	21,5 x 9,1		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 5165	21 x 9,1		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Fs 748	19,5 x 8,5		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon bruneti</i> (Faluns d' Anjou)	Coll. Mornand	20,9 x 8,9		Ginsburg y Morales (1998)
<i>Plithocyon</i> aff. <i>armagnacensis</i> (Paracuellos 5)	MNCN 73186	36,11 x 15,32		
<i>Plithocyon</i> aff. <i>armagnacensis</i> (Arroyo del Val)	MNCN 73142	27,47 x 13,18		
<i>Plithocyon</i> aff. <i>armagnacensis</i> (Arroyo del Val)	MNCN 73141	28,61 x 13,8		
<i>Plithocyon antunesi</i> (Olival da Suzana)	s/n	30,38 x 14,42	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNH.N.F.Sa 258	30,1 x 13,66		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNH.N.F.Sa 260	31,13 x 13,5		
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	NMB Ss90	27,7 x 11,5		Peigne (2012)
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNH.N.F.Sa 245	31,16 x 13,39	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Sansan)	MNH.N.F.Sa 246	32,62 x 13,98	Holotipo	
<i>Plithocyon armagnacensis</i> (Faluns d' Anjou)	M 4806	29,4 x 12,7		Peigne (2012)
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20810 (d)	28,51 x 12,78	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20810 (i)	29,9 x 12,36	Holotipo	
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20820 (d)	29,89 x 12,1		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20820 (i)	29,56 x 13,33		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20815a	30,36 x 12,65		
<i>Plithocyon barstowensis</i> (Barstow)	AMNH FM 20819	30,69 x 14,05		
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73200	25,76 x 11,11		
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73196	23,83 x 12,2		
<i>Plithocyon conquense</i> (La Retama)	MNCN 73198	25,11 x 11,48		
<i>Plithocyon</i> cf. <i>barstowensis</i> (els Casots)	IPS10097	28,2 x 11,66		
<i>Plithocyon</i> cf. <i>barstowensis</i> (els Casots)	IPS10098	27,8 x 11,75		

S33. Medidas en milímetros (longitud x anchura) de los taxones empleados en la comparación, con el material estudiado del yacimiento de Buñol. Abreviaturas: d, lado derecho; i, lado izquierdo.

Capítulo IV

Análisis Filogenético



4.1. Introducción

El conocimiento actual sobre el estatus sistemático de los hemiciónidos es escaso, sin que exista un consenso al respecto entre los diferentes autores. Cabe destacar los estudios basados en caracteres morfológicos elaborados en 1995 y 1998 por los paleontólogos Leonard Ginsburg y Jorge Morales, quienes los consideran como una subfamilia de Ursidae. En el primero de estos trabajos los autores dividen a la familia en dos subfamilias (Fig. 123 A): (1) Phoberocyoninae, con los géneros *Phoberogale*, *Phoberocyon* y *Plithocyon*; y (2) Hemicyoninae, con *Cephalogale geoffroyi*, y los géneros *Zaragocyon* y *Hemicyon*. Por otro lado, en el segundo estudio se mantienen las dos subfamilias y sus respectivos géneros, incluyendo a *Dinocyon* dentro de Hemicyoninae (Fig. 123 B).

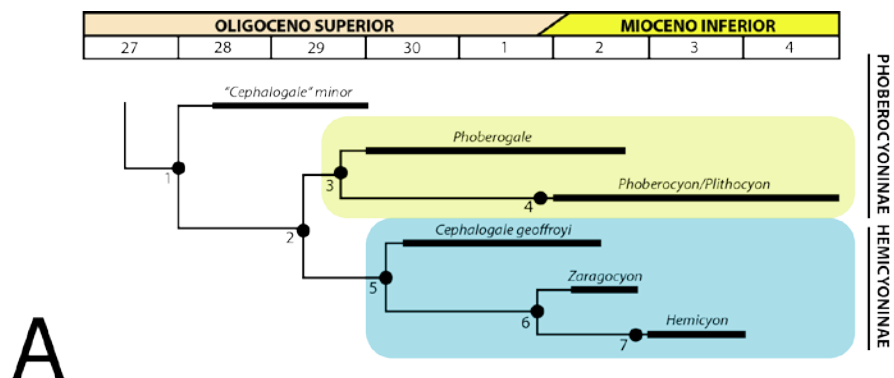
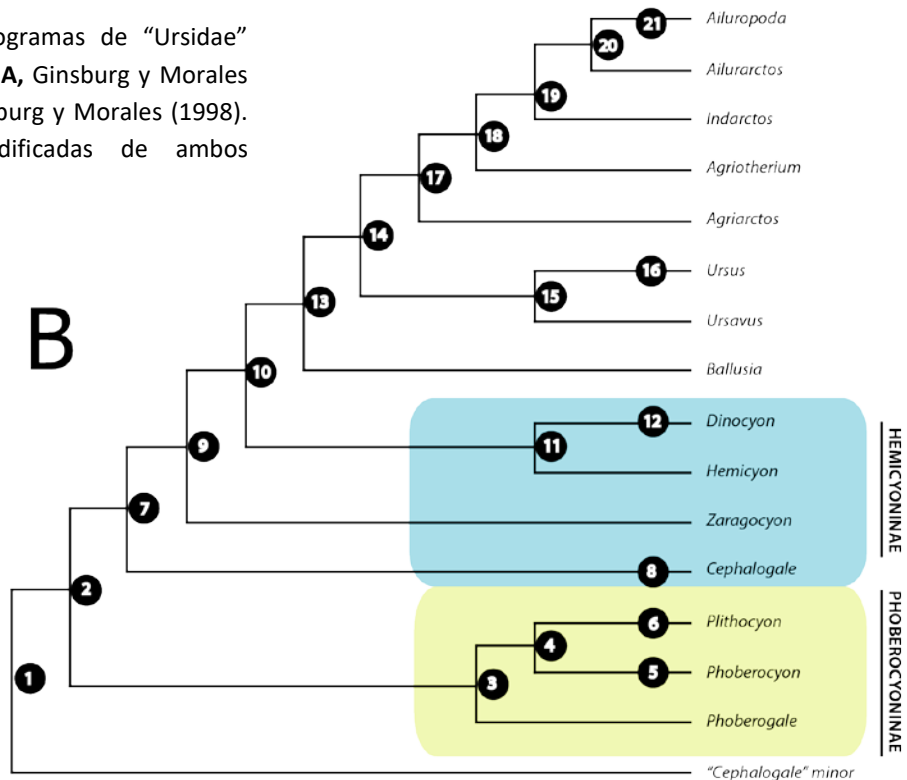


Fig. 123. Cladogramas de "Ursidae" obtenidos por: **A**, Ginsburg y Morales (1995); **B**, Ginsburg y Morales (1998). Imágenes modificadas de ambos trabajos.



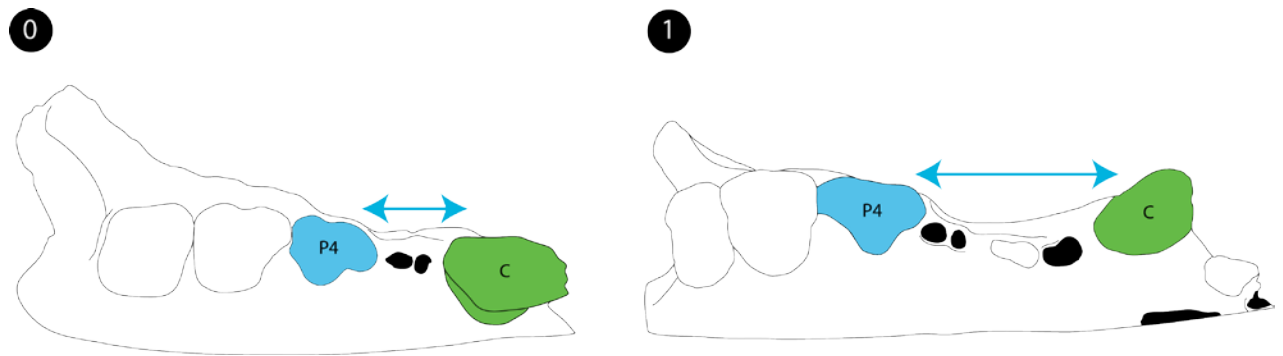
En este capítulo se abordan las relaciones filogenéticas de los hemiciónidos mediante un análisis cladístico. La selección de los taxones en el análisis se ha realizado en base a la representatividad y estado de conservación de los restos craneales preservados en el registro fósil, que mayoritariamente son los relacionados con la dentición. Tal y como se ha descrito en el capítulo II. Los caracteres morfológicos escogidos y los estados de cada caracter son enumerados a continuación:

4.2. Caracteres y Estados

1. Situación del canino con respecto al P4.

Los caninos se sitúan cerca del P4 (**0**)

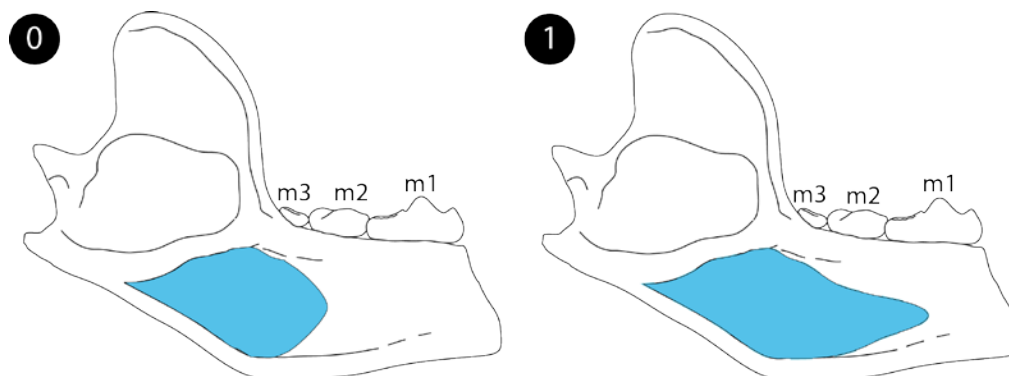
Los caninos se sitúan lejos del P4 (**1**)



2. Extensión rostral de la fosa premasetérica.

Hasta el m2 (**0**)

Hasta el m1 (**1**)

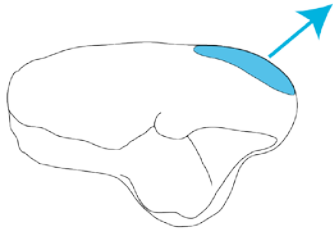


3. Abombamiento mesolabial del paracono del P4.

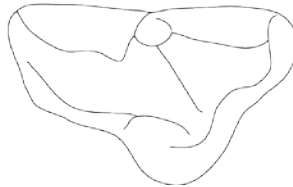
Muy abombado (0)

Muy poco abombado, prácticamente aplanado (1)

0



1



4. Presencia de parastilo en el P4.

Presente (0)

Ausente (1)

0



1



5. Grado de desarrollo del parastilo del P4.

Poco desarrollado (0)

Moderadamente desarrollado (1)

Muy desarrollado e individualizado del paracono (2)

0



1



2



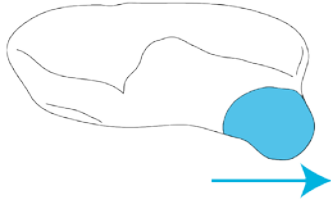
6. Posición del protocono del P4 con respecto al paracono, en vista oclusal.

Muy mesial (0)

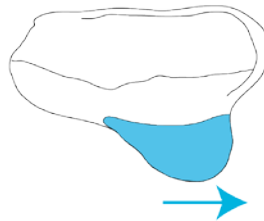
En posición media, pero con un sentido de proyección mesial **(1)**

En posición media, pero con un sentido de proyección distal **(2)**

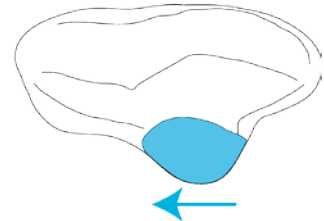
0



1



2



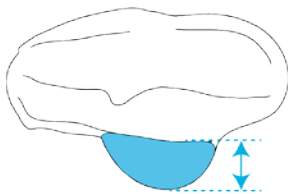
7. Proyección lingual del protocono del P4, en vista oclusal.

Muy poco proyectado **(0)**

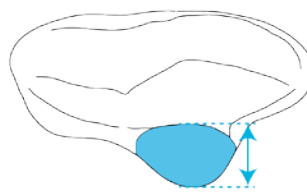
Moderadamente proyectado **(1)**

Muy proyectado **(2)**

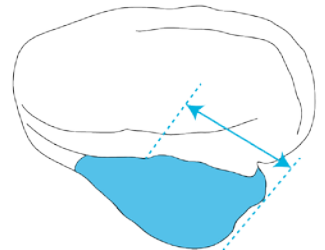
0



1



2

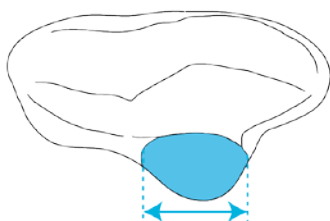


8. Longitud mesodistal del protocono del P4, en vista oclusal.

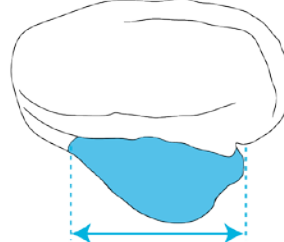
Corto **(0)**

Largo **(1)**

0



1



9. Altura del protocono en el P4, en vista lingual.

Muy bajo o prácticamente ausente (0)

Moderadamente alto (1)

Muy alto (2)

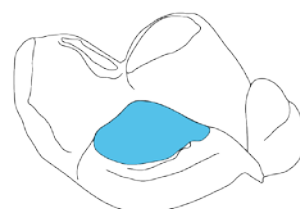
0



1



2



10. Cúspide mesial accesoria en el protocono del P4.

Muy reducida o prácticamente ausente (0)

Muy desarrollada (1)

0



1

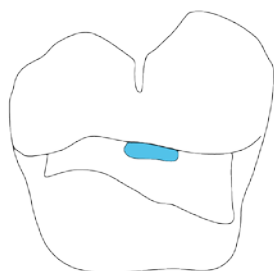


11. Altura del protocono en la crista media del M1, en vista lingual.

Muy bajo o prácticamente ausente (0)

Bastante alto (1)

0



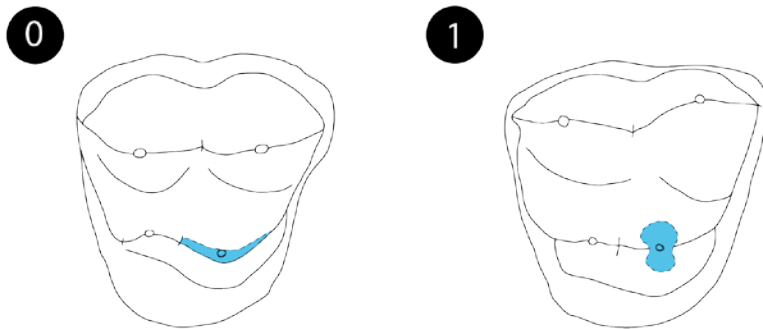
1



12. Robustez del protocono o de la rama mesial de la crista media del M1.

Grácil (0)

Robusto (1)

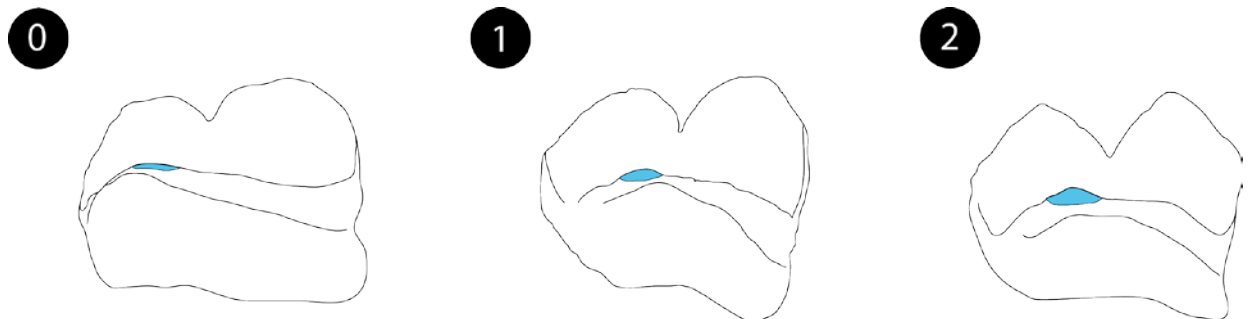


13. Altura del metacónulo en la crista media del M1, en vista lingual.

Muy bajo o prácticamente ausente (0)

Moderadamente alto (1)

Muy alto (2)

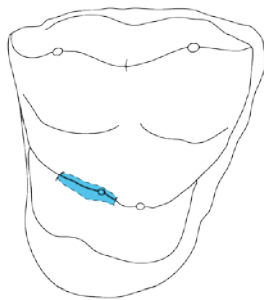


14. Robustez del metacónulo o de la rama distal de la crista media del M1.

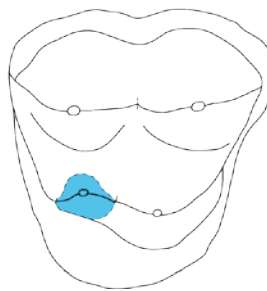
Grácil (0)

Robusto (1)

0



1



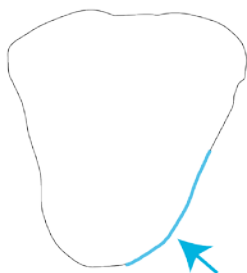
15. Extremo mesolingual del M1.

Poco desarrollado (0)

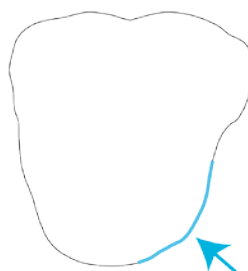
Moderadamente desarrollado (1)

Hiperdesarrollado (2)

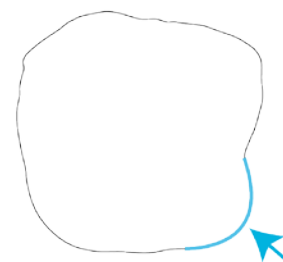
0



1



2

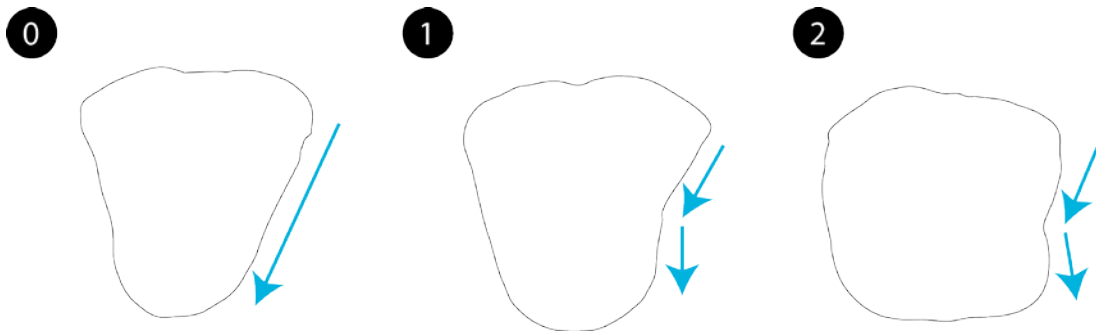


16. Lado mesial del M1.

Bastante inclinado en sentido distal, de forma continua desde el extremo labial hasta el lingual (0)

Con la parte mesolabial muy inclinada en sentido distal, mientras que la mesolingual está prácticamente perpendicular al lado labial del diente (1)

Con la parte mesolabial muy inclinada en sentido distal, mientras que el extremo mesolingual está inclinado mesialmente (2)



17. Lado distal del M1.

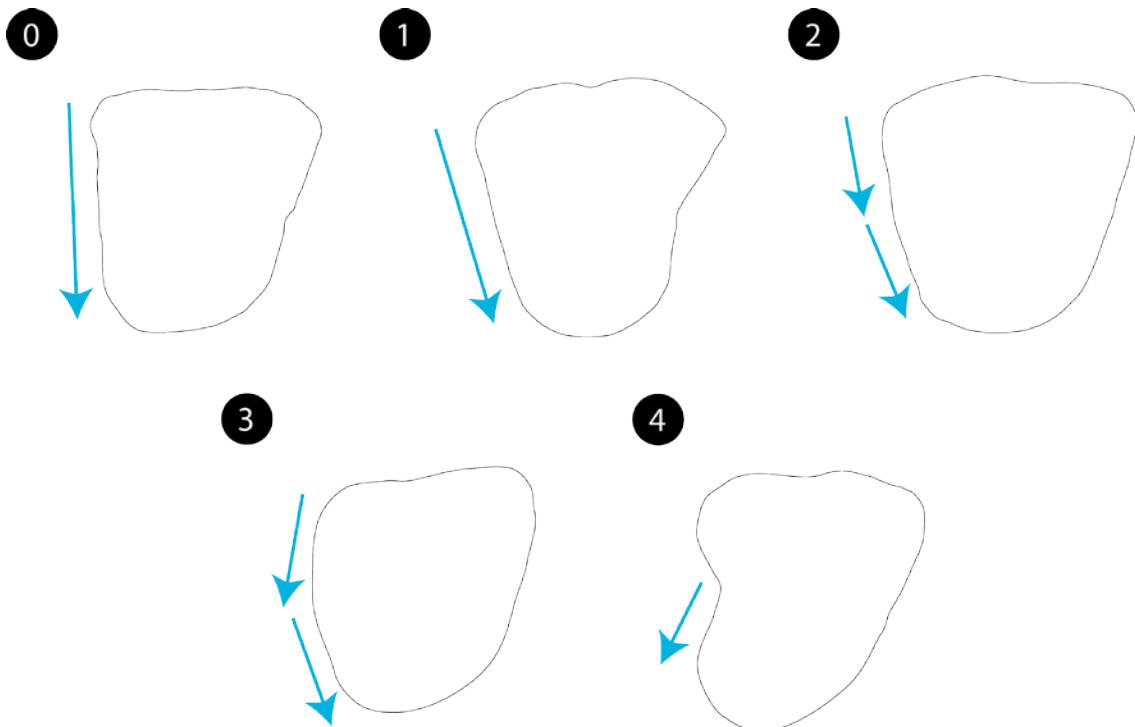
Muy poco inclinado en sentido mesial o prácticamente perpendicular al lado labial **(0)**

Bastante inclinado en sentido mesial y de manera continua, desde la zona labial hasta la lingual **(1)**

Inclinado ligeramente en sentido mesial en la zona labial, para luego inclinarse aún más en sentido mesial hacia la región lingual **(2)**

Inclinado en sentido distal en la zona labial, para luego inclinarse en sentido mesial hacia la región lingual **(3)**

Inclinado en sentido distal **(4)**



18. Altura del protocono en la crista media del M2, en vista lingual.

Muy bajo o prácticamente ausente **(0)**

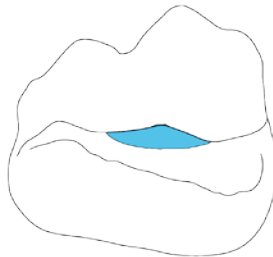
Moderadamente alto **(1)**

Muy alto **(2)**

0



1



2

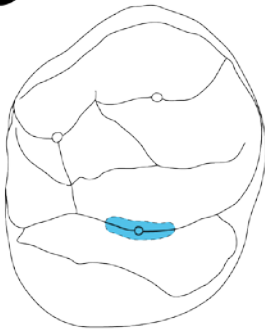


19. Robustez del protocono o de la rama mesial de la crista media del M2.

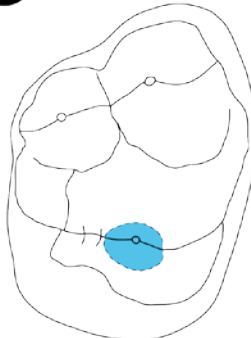
Grácil **(0)**

Robusto **(1)**

0



1



20. Altura del metacónulo en la crista media del M2, en vista lingual.

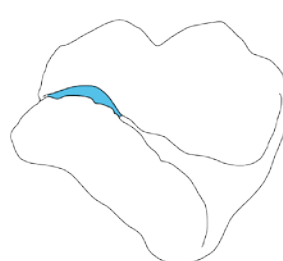
Muy bajo o prácticamente ausente **(0)**

Bastante alto **(1)**

0



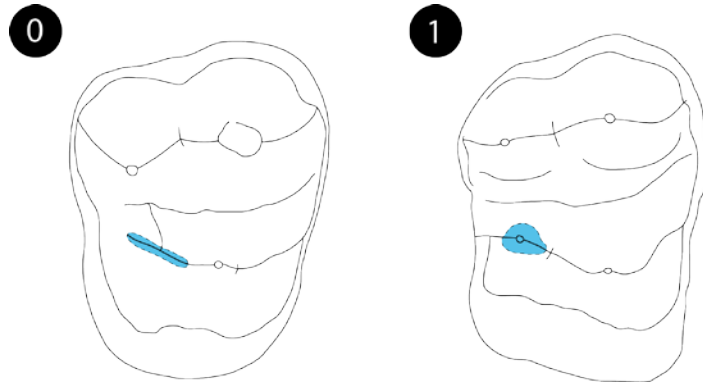
1



21. Robustez del metaconúlo o de la rama distal de la crista media del M2.

Grácil (0)

Robusto (1)

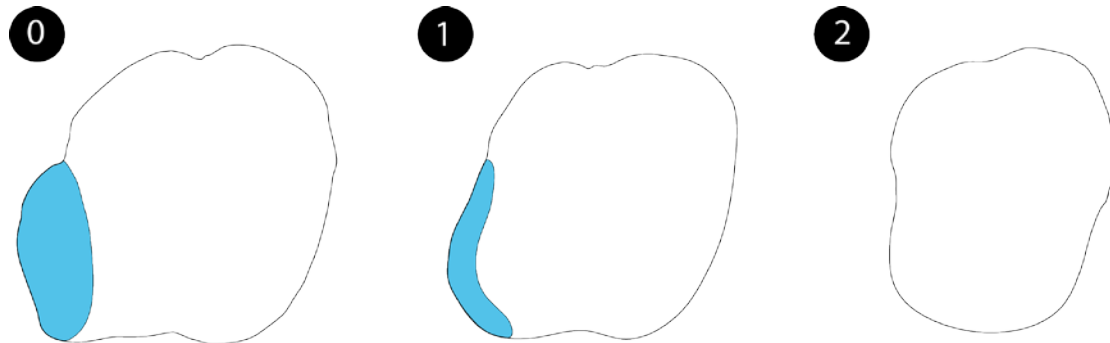


22. Lado distal del M2.

Con un verdadero talón (0)

Con una expansión (1)

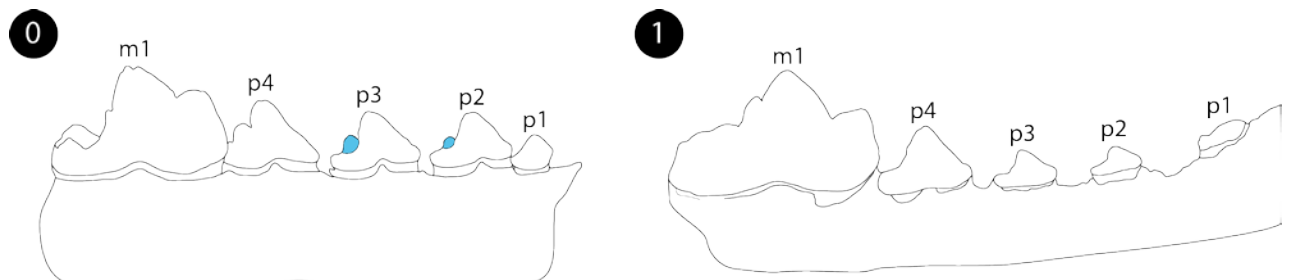
Sin talón ni expansión (2)



23. Cúspide distal accesoria en p1-p3.

Presente (0)

Muy reducida o prácticamente ausente (1)

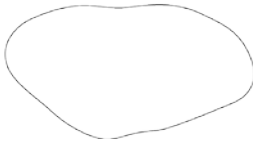


24. Contorno oclusal en el p4.

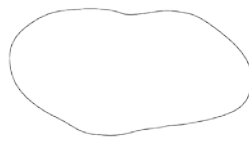
Triangular **(0)**

Elíptico **(1)**

0



1

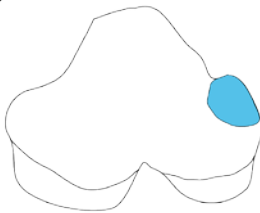


25. Cúspide mesial accesoria en el p4.

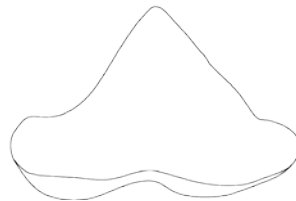
Presente y muy grande **(0)**

Muy reducida o prácticamente ausente **(1)**

0



1



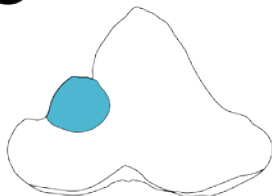
26. Cúspide distal accesoria en el p4.

Presente, muy grande y bastante individualizada del protocónido **(0)**

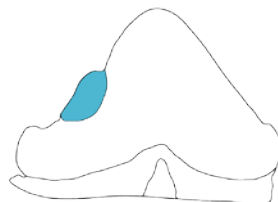
Presente, muy reducida o vestigial **(1)**

Ausente **(2)**

0



1



2

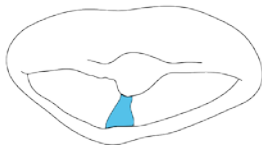


27. Crístida distolingual en el p4.

Presente, descendiendo oblicuamente hacia la parte distal **(0)**

Ausente (1)

0



1

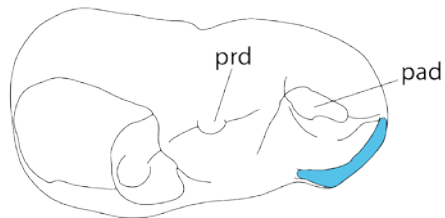


28. Cíngulo mesolingual en el m1.

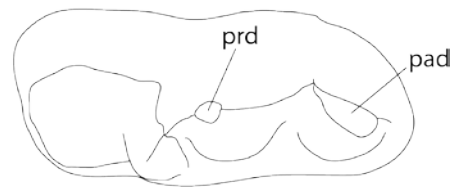
Presente y muy desarrollado (0)

Ausente (1)

0



1

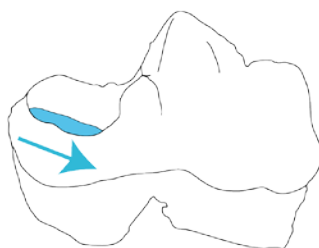


29. Inclínación de la cuenca del talónido del m1.

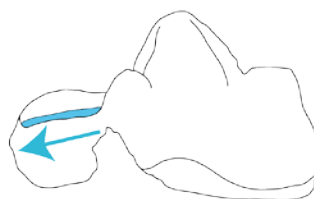
Inclinada en sentido mesial (0)

Inclinada en sentido distal (1)

0



1



30. Desarrollo de las cúspides linguales del talónido en el m1.

Muy bajas o prácticamente ausentes (0)

Altas (1)

0



1

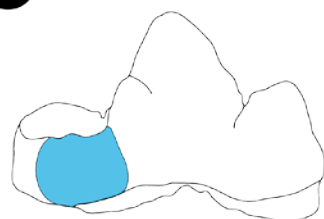


31. Desarrollo vertical de la muralla lingual del talónido en el m1.

Muralla alta (0)

Muralla baja (1)

0



1



32. Desarrollo del hipocónido en el m1.

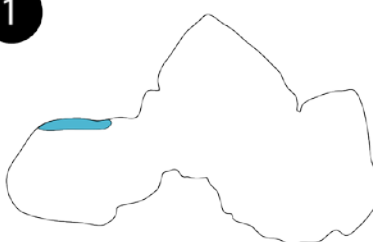
Hipocónido alto (0)

Hipocónido bajo (1)

0



1

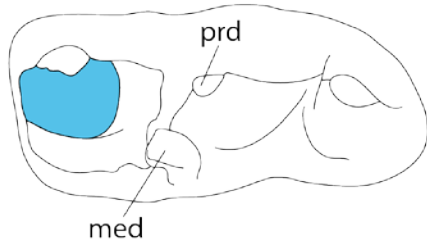


33. Desarrollo del hipocónido del m1.

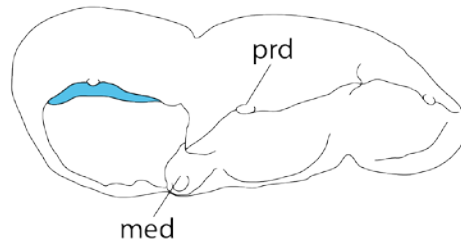
Robusto, muy hinchado en su ladera lingual (0)

Grácil, muy poco hinchado en su ladera lingual (1)

0



1

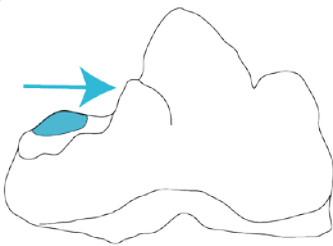


34. Posición del hipocónido del m1, con respecto a la crístida distal del talónido.

Mesial (0)

Distal (1)

0



1

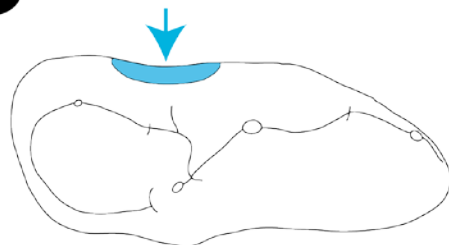


35. Constricción labial del m1, en vista oclusal.

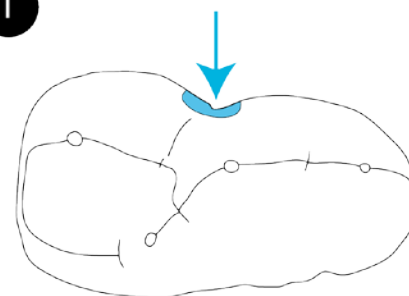
Muy débil o prácticamente sin constricción entre el protocónido y el hipocónido (0)

Constricción desarrollada entre el protocónido y el hipocónido (1)

0



1

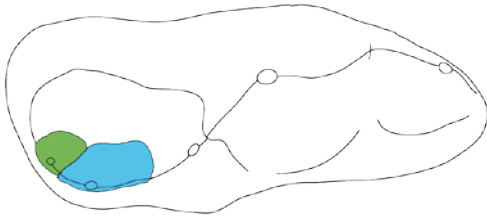


36. Tamaño relativo de las cúspides linguales del talónido en el m1.

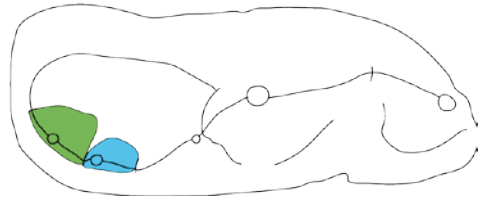
Cúspide mesial más grande que la distal (0)

Cúspide distal más grande que la mesial (1)

0



1



37. Altura relativa de las cúspides linguales del talónido en el m1.

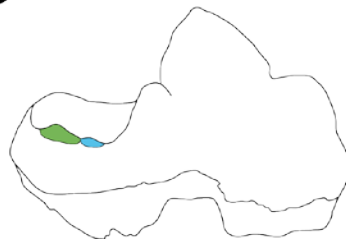
Cúspide mesial más alta que la distal (0)

Cúspide distal más alta que la mesial (1)

0



1



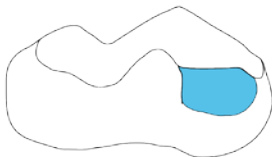
38. Desarrollo del paracónido en el m2.

Muy desarrollado (0)

Moderadamente desarrollado (1)

Reducido o prácticamente ausente (2)

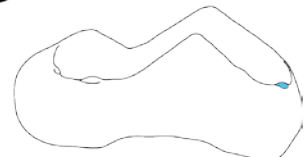
0



1



2



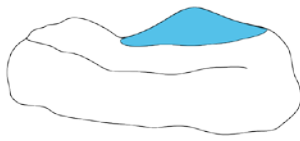
39. Altura del protocónido del m2.

Muy bajo (0)

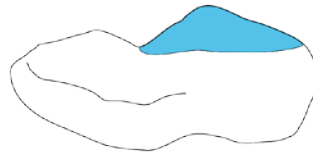
Moderadamente alto (1)

Muy alto (2)

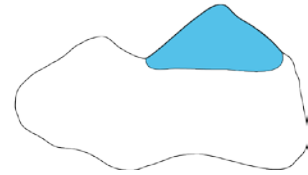
0



1



2

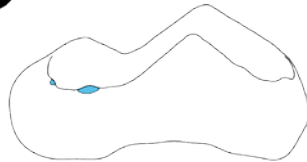


40. Desarrollo de las cúspides linguales del talónido en el m2.

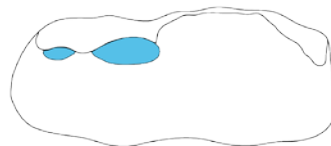
Muy bajas o prácticamente ausentes (0)

Altas (1)

0



1

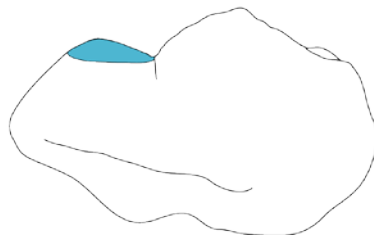


41. Desarrollo del hipocónido del m2.

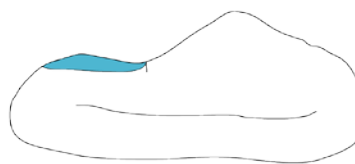
Hipocónido alto (0)

Hipocónido bajo (1)

0



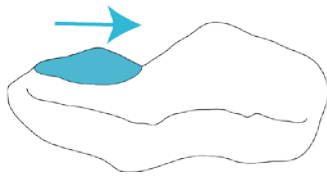
1



42. Posición del hipocónido con respecto al protocónido en el m2.

Hipocónido mesial (0)

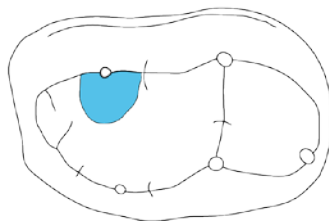
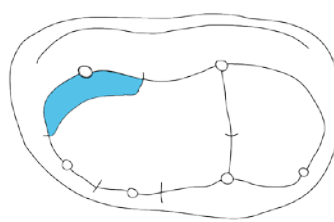
Hipocónido distal (1)

0**1**

43. Desarrollo del hipocónido del m2.

Robusto, muy hinchado en su ladera lingual **(0)**

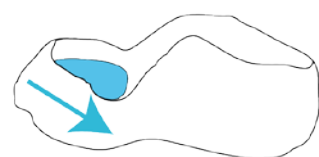
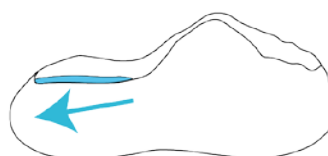
Grácil, muy poco hinchado en su ladera lingual **(1)**

0**1**

44. Inclínación de la cuenca del talónido del m2.

Inclinada en sentido mesial **(0)**

Inclinada en sentido distal **(1)**

0**1**

4.3. Resultados y Discusión

En el presente trabajo se han realizado dos análisis filogenéticos, uno de máxima parsimonia y otro Bayesiano. En el análisis de máxima parsimonia se recuperaron 40 árboles igualmente parsimoniosos, a partir de los cuales se calcularon un consenso estricto en el que se obtuvo un árbol óptimo con una longitud de 110 pasos, un índice de consistencia (IC) de 0,536 y un índice de retención (IR) de 0,727 (Figs. 124 y 125). Y un consenso “majority rule” al 50%, en el que se consiguió un árbol con una longitud de 105 pasos, un IC de 0,562 y un IR de

0,754 (Fig. 126). También se hizo un análisis Bayesiano (Fig. 127), ya que los valores obtenidos en los métodos de estima de soporte de ramas Bootstrap y Bremer del análisis de máxima parsimonia fueron muy bajos. En situaciones de mucha homoplasia como este caso, se ha demostrado que el método de inferencia bayesiana es más resolutivo (Lee y Worthly, 2012; Sánchez et al., 2015). La matriz de datos a partir de la cual se han elaborado estos análisis cuenta con 34 taxones y 44 caracteres (Fig. 128).

Las diferencias entre el cladograma del consenso estricto y el del “majority rule” son menores, y ambos reflejan la existencia de una primera dicotomía que separa a *Phoberocyon* del resto de los Hemicyonidae y que podría avalar la separación en dos subfamilias propuesta por Ginsburg y Morales (1995), Phoberocyoninae y Hemicyoninae (Fig. 125). Estos autores incluyeron a *Plithocyon* dentro de la subfamilia Phoberocyoninae pero el presente análisis no avala esta propuesta, aunque como se comentará más adelante *Plithocyon* se presenta como un taxón complejo y claramente parafilético. Por otro lado, *Phoberocyon* y *Phoberogale* serían los únicos representantes de esta subfamilia. Los resultados no discriminan entre los *Phoberocyon* de los yacimientos de Loranca Arenas y Ramblar 3B, pero sí entre estas y un clado formado por *P. aurelianensis* y *P. johnhenryi*.

El segundo clado, Hemicyoninae, agrupa a los géneros clásicos de la familia, que a excepción del ya mencionado *Plithocyon* aparecen formando dos clados, uno formado por *Dinocyon*, *Zaragocyon* y *Hemicyon* (Hemicyonini) y un segundo clado (Agriotheriini) constituido por las especies europeas de *Plithocyon* y *Agriotherium*. Estos dos clados aparecen formando una politomía con las especies norteamericanas de *Plithocyon*, *Pl. barstowensis* y *Pl. ursinus*, y dos taxones escasamente representados de los yacimientos españoles de els Casots y Paracuellos 5. En ninguno de estos dos yacimientos el material es abundante y su relación con las formas americanas o europeas es incierta. En los árboles del consenso estricto y del “majority rule”, la especie *Pl. barstowensis* se sitúa basal al clado formado por los *Plithocyon* europeos y *Agriotherium*, pero las otras tres formas ya mencionadas no cambian de posición. Una revisión en profundidad del género *Plithocyon* es necesaria para poder comprobar si estamos ante un problema de documentación, o bien, bajo la denominación de *Plithocyon* se esconde un importante problema taxonómico.

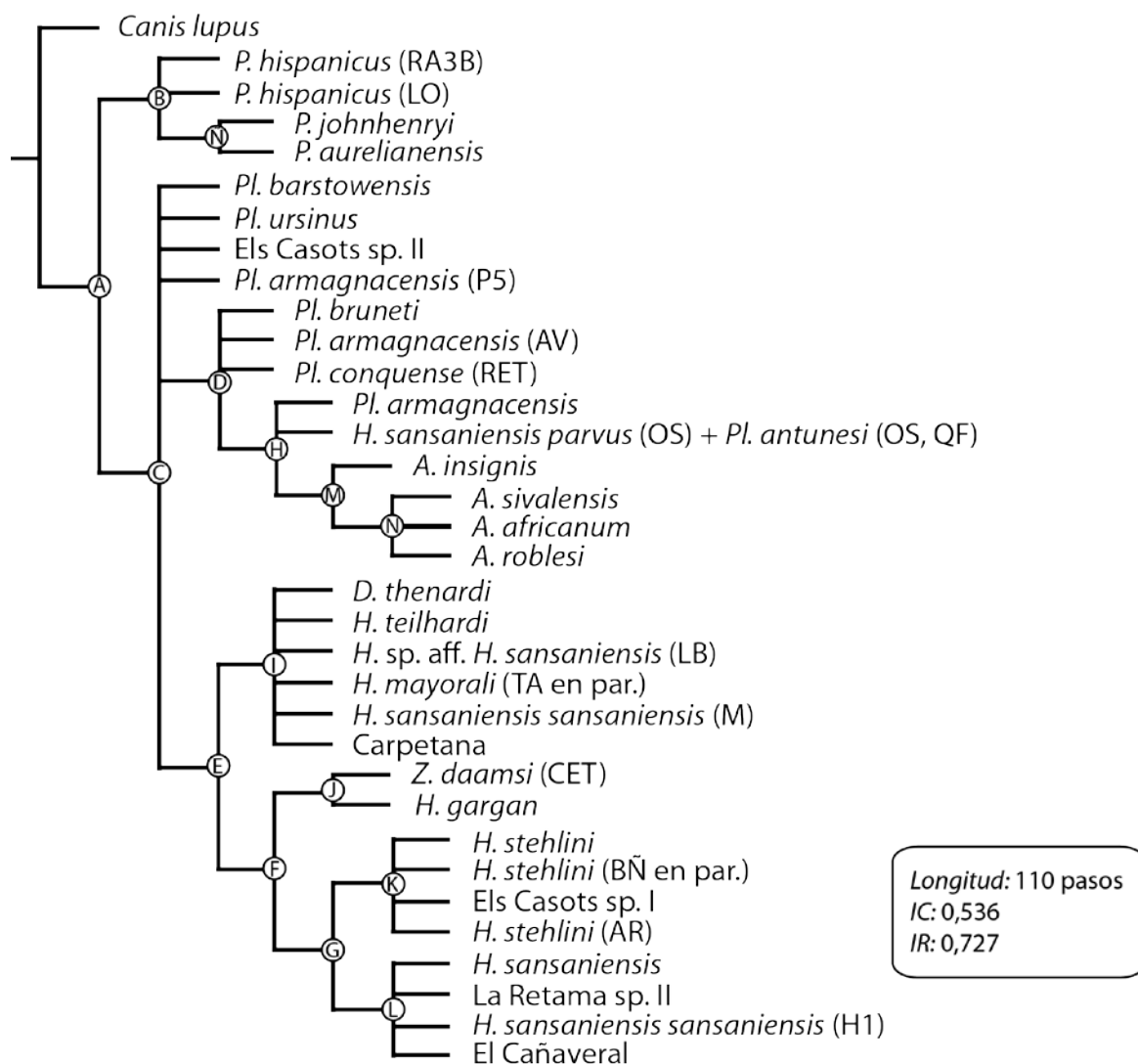
Agriotherium muestra una mayor relación con las especies *Plithocyon armagnacensis* de Sansan y *Pl. antunesi* de Portugal. Dentro de este género, *A. insignis* aparece como un grupo hermano de las otras tres especies consideradas (*A. sivalensis*, *A. africanum*, *A. roblesi*), que se agrupan en una politomía. Sin embargo, es necesario ampliar el análisis cladístico con más formas de *Agriotherium*, y de ursoideos actuales y extintos, para confirmar esta relación con los hemiciónidos y con *Plithocyon*.

Hemicyonini está constituido por dos linajes. En el primero, la especie *Dinocyon thenardi* está incluida en una politomía con otras formas atribuidas a *Hemicyon*. Aunque no hay discriminaciones entre estas especies, se han propuesto las siguientes cuestiones (Fig. 125). (1) Cambiar la atribución genérica de *Hemicyon teilhardi* pasando a denominarse *Dinocyon teilhardi*. Esto supondría el primer registro de *Dinocyon* en el Mioceno medio de Asia. (2) Cambiar de género a *Hemicyon mayoralis* de Tarazona de Aragón pasando a clasificarse como *Dinocyon mayoralis*, lo que ampliaría el rango biocronológico de *Dinocyon* en Europa

hasta la MN5. Y (3) cambiar las asignaciones de *Hemicyon* sp. aff. *H. sansaniensis* de La Barranca y de *H. sansaniensis* de Manchones a *Dinocyon* aff. *mayorali*, y considerar al material inédito de Carpetana bajo esta misma denominación, siendo los tres primeros registros del género *Dinocyon* en la MN6. En el árbol del “majority rule” esta politomía se resuelve levemente, con un clado que agrupa a las dos últimas localidades mencionadas. El segundo linaje aparece formado por dos agrupaciones monofiléticas. Una que relaciona a *Zaragocyon daamsi* con *Hemicyon gargan*, lo que invita a pensar que este último podría ser una segunda especie de *Zaragocyon*, sin embargo, hay que ser cautelosos en esta decisión ya que el holotipo sólo consta de un maxilar. Y otra que incluye a las especies *H. stehlini* y *H. sansaniensis*.

En el análisis Bayesiano, el soporte de las ramas del árbol propuesto viene dado por los valores de probabilidad posterior, y para que un nodo se considere bien soportado, su valor de probabilidad posterior debería ser mayor que 0,9. El primer nodo bien soportado (nodo A) discrimina a *Phoberocyon* de *Dinocyon* + *Hemicyon* + *Zaragocyon* + *Plithocyon* + *Agriotherium*, manteniéndose la dicotomía de *Phoberocyoninae* y *Hemicyoninae* (Fig. 127). En *Phoberocyoninae* surge un nuevo linaje formado por las formas de Ramblar 3B y Loranca Arenas, que resuelve la politomía del consenso estricto. El segundo nodo bien soportado es el B, que agrupa a la forma de Manchones con el clado formado por el resto de *Hemicyoninae*. El tercer nodo con alto soporte de probabilidad posterior es el C, que incluye a las especies de *Agriotherium*. Dentro de este clado *A. insignis* y *A. africanum* aparecen como grupos hermanos de un nuevo clado que agrupa a los fósiles de Venta del Moro y *A. sivalensis*. El clado *Agriotherium* sigue relacionándose con *Plithocyon*, pero en este caso con un taxón temporalmente más antiguo (MN3), *Pl. bruneti*, y que podría interpretarse como un linaje fantasma que involucrase a ambos géneros. Los fósiles de La Retama, entre los que se incluyen el holotipo de *Pl. conquense*, forman un grupo hermano del clado *Pl. bruneti* + *Agriotherium*. En este análisis, se resuelven las politomías en *Plithocyon* del consenso estricto, pero las relaciones con las formas de Paracuellos 5, els Casots y Arrovo del Val siguen sin ser concluyentes, y los taxones americanos *Pl. ursinus* y *Pl. barstowensis* aparecen como grupos hermanos. La relación de este último taxón con las especies europeas de *Plithocyon* y la forma de Arroyo del Val sería más parecida a la observada en el cladograma del “majority rule”.

Los fósiles de La Retama no se agrupan con el resto de formas europeas que constituían el clado de *H. sansaniensis* en el consenso estricto, sino que aparecen como un grupo hermano basal de una dicotomía que separa al clado *Plithocyon* + *Agriotherium* de otro formado por *H. stehlini* + *H. gargan* + Cetina de Aragón. Este último se divide en dos clados, uno que incluye a *H. stehlini* y un segundo que relaciona nuevamente a *H. gargan* con *Zaragocyon* de la localidad de Cetina de Aragón. Los taxones de Manchones y Carpetana no se relacionan entre sí ni con *Dinocyon thenardi* a diferencia de los dos consensos del análisis de máxima parsimonia. Por otro lado, se observa una dicotomía que agrupa a dos linajes, uno constituido por ‘*H.*’ *mayorali* de Tarazona de Aragón y el taxón de La Barranca, y un segundo clado que incluye a *D. thenardi* y ‘*H.*’ *teihardi*.



Nodo	Carácter (Estado)
Nodo A	6(2); 17(1); 40(1)
Nodo B	23(0); 33(1); 34(1); 36(1); 37(1); 38(0)
Nodo C	2(1); 7(1); 14(1); 23(1); 26(2); 29(1); 31(0); 35(0); 36(0); 37(0)
Nodo D	4(0); 12(1); 18(1); 20(1); 21(1); 24(0); 27(0); 33(0)
Nodo E	11(0); 12(0); 18(0); 32(1); 33(1)
Nodo F	6(1); 30(0); 40(0)
Nodo G	13(2); 43(1)
Nodo H	19(1); 44(1)
Nodo I	8(1); 38(1)
Nodo J	7(2)
Nodo K	17(0); 41(1)
Nodo L	15(1); 16(1)
Nodo M	5(2); 7(2); 8(1); 9(2); 15(2); 16(2); 17(1); 22(1); 28(0); 35(1)
Nodo N	6(1); 1(0)
Nodo Ñ	24(0)

Fig. 124. Arriba, relaciones filogenéticas del árbol propuesto en el consenso estricto del análisis de máxima parsimonia, árbol más parsimonioso de 110 pasos (IC=0,536; IR=0,727). Abajo, tabla con la distribución de los estados de carácter sinapomórficos para los nodos. Ambiguos en cursiva.

Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **AV**, Arroyo del Val; **BÑ**, Buñol; **CET**, Cetina de Aragón; **H1**, Henares 1; **LB**, La Barranca; **LO**, Loranca Arenas; **M**, Manchones; **OS**, Olival da Suzana; **P5**, Paracuellos 5; **QF**, Quinta da Farinheira; **RA3B**, Ramblar 3B; **RET**, La Retama; **TA**, Tarazona de Aragón.

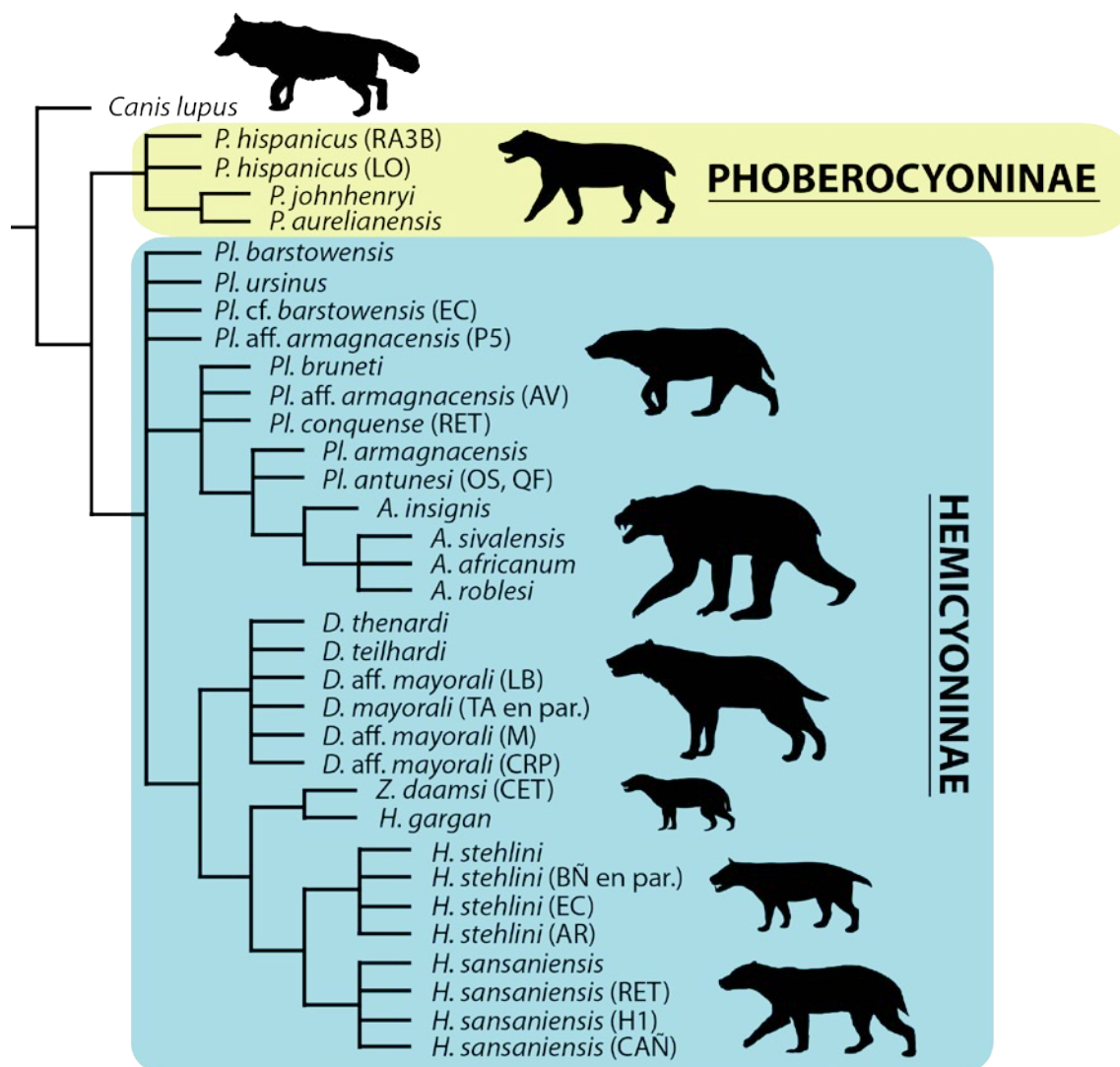


Fig. 125. Propuesta taxonómica a partir de las relaciones filogenéticas del árbol propuesto en el consenso estricto. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **AV**, Arroyo del Val; **BÑ**, Buñol; **CAÑ**, El Cañaveral; **CET**, Cetina de Aragón; **CRP**, Carpetana; **EC**, Els Casots; **H1**, Henares 1; **LB**, La Barranca; **LO**, Loranca Arenas; **M**, Manchones; **OS**, Olival da Suzana; **P5**, Paracuellos 5; **QF**, Quinta da Farinheira; **RA3B**, Ramblar 3B; **RET**, La Retama; **TA**, Tarazona de Aragón.

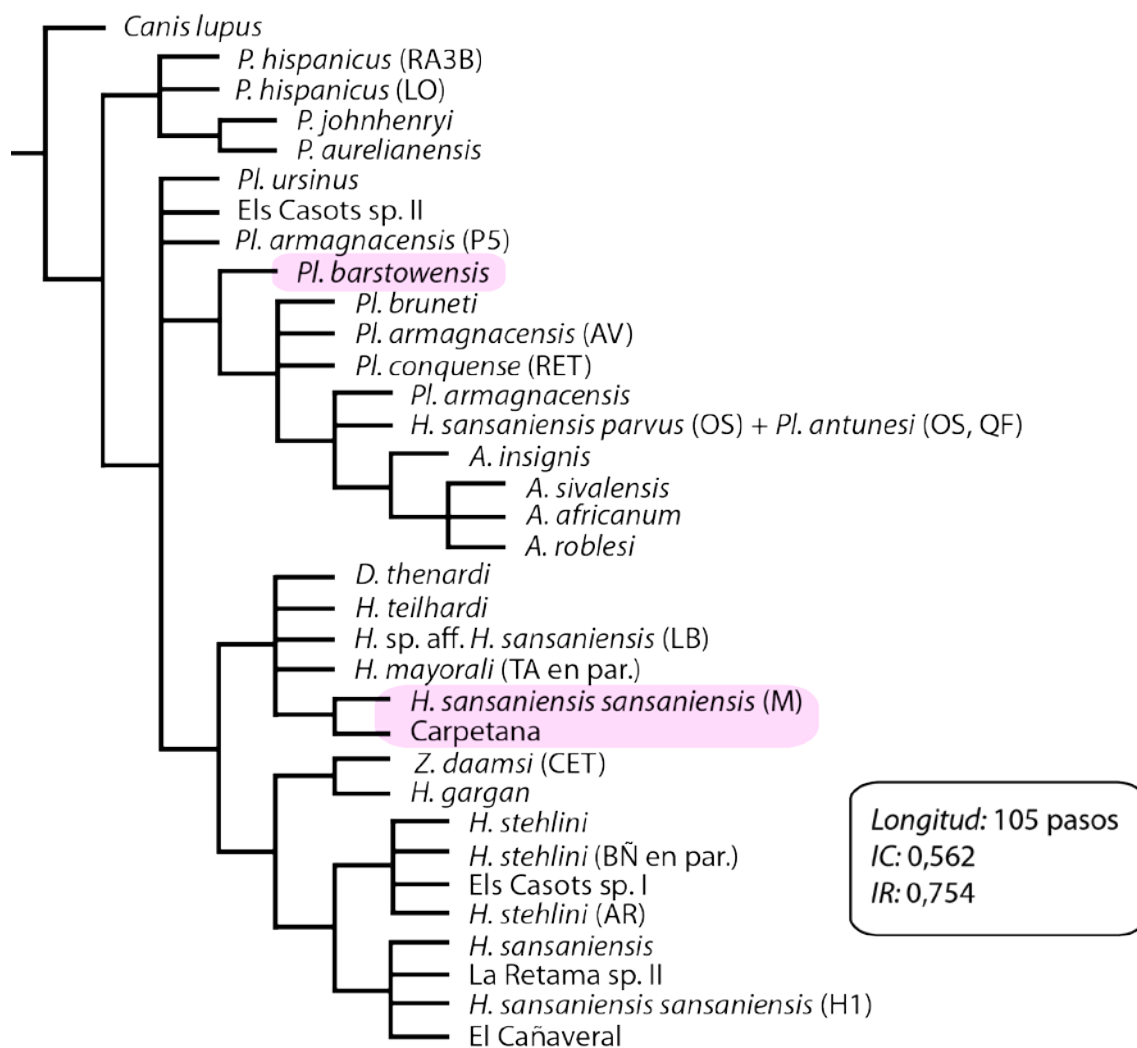


Fig. 126. Relaciones filogenéticas del árbol propuesto en el consenso “majority rule” al 50% del análisis de máxima parsimonia, árbol más parsimonioso de 105 pasos (IC=0,562; IR=0,754). En rosa, las diferencias obtenidas con respecto al árbol del consenso estricto. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **AV**, Arroyo del Val; **BÑ**, Buñol; **CET**, Cetina de Aragón; **H1**, Henares 1; **LB**, La Barranca; **LO**, Loranca Arenas; **M**, Manchones; **OS**, Olival da Suzana; **P5**, Paracuellos 5; **QF**, Quinta da Farinheira; **RA3B**, Ramblar 3B; **RET**, La Retama; **TA**, Tarazona de Aragón.

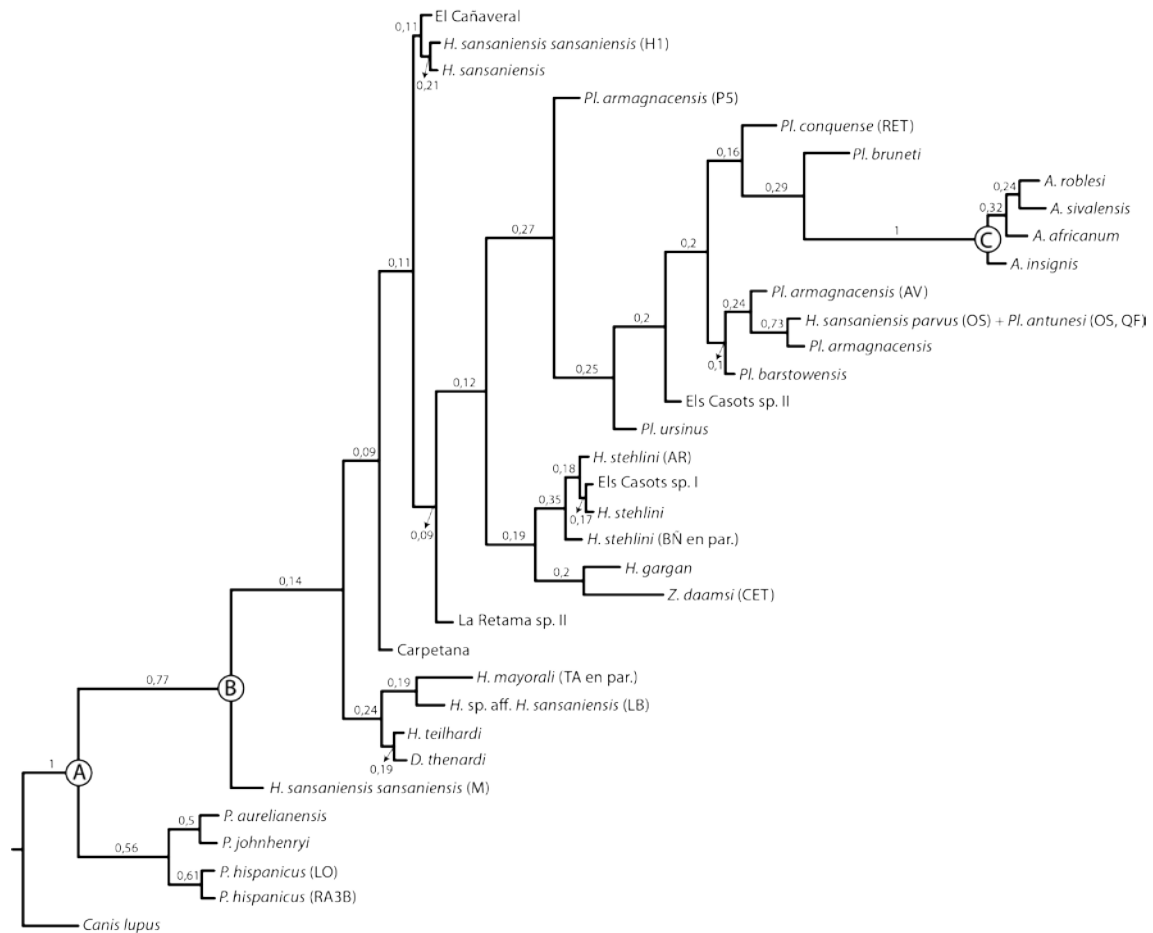


Fig. 127. Relaciones filogenéticas obtenidas en el análisis Bayesiano. El número situado por encima de cada rama muestra la probabilidad posterior de los respectivos clados. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **AV**, Arroyo del Val; **BÑ**, Buñol; **CET**, Cetina de Aragón; **H1**, Henares 1; **LB**, La Barranca; **LO**, Loranca Arenas; **M**, Manchones; **OS**, Olival da Suzana; **P5**, Paracuellos 5; **QF**, Quinta da Farinheira; **RA3B**, Ramblar 3B; **RET**, La Retama; **TA**, Tarazona de Aragón.

A pesar de las limitaciones ya mencionadas, las hipótesis filogenéticas aquí presentadas constituyen una importante aportación al conocimiento de las relaciones filogenéticas de la familia Hemicyonidae y permitirán abordar otros problemas relacionados con la diversificación de los Ursoidea. Adicionalmente los análisis deberán ser completados con más caracteres del cráneo y los correspondientes al esqueleto axial y apendicular, sobre todo, para evitar un peso excesivo de los caracteres dentales, que son la fuente de homoplasias y la consecuente debilidad del soporte de ramas vista en los dos análisis realizados. También sería interesante incluir al análisis las formas del Oligoceno y Mioceno inferior (*Phoberogale*, *Cephalogale*, *Adelpharctos*, *Cyonarctos* y *Filholictis*), para conocer mejor sus relaciones con el resto de hemiciónidos.

Taxones	Caracteres/Estados de Carácter																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Canis lupus</i>	1	-	0	1	-	0	2	0	(01)	0	1	1	2	0	0	0	4	1	0	0	0	2
El Cañaveral	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Carpetana	1	1	0	1	-	2	1	1	?	?	?	0	?	1	1	1	1	0	0	0	0	?
<i>H. sansaniensis sansaniensis</i> (H1)	?	?	0	1	-	2	1	0	1	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	?	?	?
<i>Pl. armagnacensis</i> (P5)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>H. sansaniensis sansaniensis</i> (M)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
La Retama sp. II	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pl. conquesse</i> (RET)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>H. stehlini</i> (AR)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pl. armagnacensis</i> (AV)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Els Casots sp. I	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Els Casots sp. II	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>H. sansaniensis parvus</i> (OS) + <i>Pl. antunesi</i> (OS, QF)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>H. stehlini</i> (BÑ en par.)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>H. sansaniensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>H. gargan</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>H. mayoralii</i> (TA en par.)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>H. sp. aff. H. sansaniensis</i> (LB)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>H. stehlini</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>H. teilhardi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pl. armagnacensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pl. bruneti</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pl. ursinus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pl. barstowensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>P. aurelianensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>P. hispanicus</i> (LO)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>P. hispanicus</i> (RA3B)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>P. johnhenryi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Z. daamsi</i> (CET)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>D. thenardi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>A. roblesi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>A. africanum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>A. insignis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>A. sivalensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Taxones	Caracteres/Estados de Carácter																						
	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	
<i>Canis lupus</i>	(01)	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-	-	2	2	0	0	0	0	0	
El Cañaveral	1	1	?	?	?	?	?	1	0	0	1	0	?	0	0	2	2	0	0	1	?	?	
Carpetana	1	1	1	2	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>H. sansaniensis sansaniensis</i> (H1)	?	?	?	?	?	?	1	0	?	1	1	0	0	-	-	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Pl. armagnacensis</i> (P5)	?	?	?	?	?	?	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	
<i>H. sansaniensis sansaniensis</i> (M)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
La Retama sp. II	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Pl. conquesse</i> (RET)	1	0	?	?	1	0	1	1	0	?	?	?	1	0	0	2	?	?	?	?	?	?	
<i>H. stehlini</i> (AR)	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	?	?	?	?	1	0	1	1	1	0	
<i>Pl. armagnacensis</i> (AV)	1	0	1	2	0	1	1	1	0	0	0	?	0	0	0	?	-	?	?	?	0	0	
Els Casots sp. I	1	1	1	2	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	1	1	1	0	
Els Casots sp. II	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	2	?	?	0	?	?	?	
<i>H. sansaniensis parvus</i> (OS) + <i>Pl. antunesi</i> (OS, QF)	?	?	0	1	2	0	?	1	1	0	?	0	?	0	0	2	?	1	?	?	0	1	
<i>H. stehlini</i> (BÑ en par.)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	1	0	
<i>H. sansaniensis</i>	1	1	1	2	1	1	1	0	0	1	1	0	0	-	-	2	2	0	0	1	1	1	
<i>H. gargan</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>H. mayoralii</i> (TA en par.)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>H. sp. aff. H. sansaniensis</i> (LB)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>H. stehlini</i>	1	1	1	(12)	1	1	1	0	0	1	1	0	0	-	-	2	1	0	1	1	1	(01)	
<i>H. teilhardi</i>	1	1	1	2	1	1	1	?	0	?	1	?	0	?	?	?	1	2	?	0	1	0	(01)
<i>Pl. armagnacensis</i>	1	?	?	?	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	1	
<i>Pl. bruneti</i>	?	?	?	?	?	?	(01)	1	0	0	0	0	1	(01)	0	1	0	1	?	?	?	0	
<i>Pl. ursinus</i>	1	0	1	2	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Pl. barstowensis</i>	1	0	1	(12)	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	
<i>P. aurelianensis</i>	?	0	?	?	?	1	0	1	1	0	1	1	?	-	-	?	?	?	?	?	?	?	
<i>P. hispanicus</i> (LO)	?	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	
<i>P. hispanicus</i> (RA3B)	0	1	1	0	1	1	0	?	1	?	?	?	?	1	-	-	0	?	?	?	?	0	
<i>P. johnhenryi</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	0	0	
<i>Z. daamsi</i> (CET)	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	?	?	-	-	?	0	0	0	1	0	
<i>D. thenardi</i>	?	?	?	?	?	1	1	0	?	1	?	?	?	?	-	-	1	2	?	0	1	0	
<i>A. roblesi</i>	?	?	?	(01)	?	0	0	1	1	0	?	?	?	?	1	0	0	2	?	1	0	1	
<i>A. africanum</i>	?	?	?	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	2	?	1	?	?	0	
<i>A. insignis</i>	?	?	?	1	2	0	0	1	1	0	?	?	?	?	1	0	0	2	?	1	?	?	
<i>A. sivalensis</i>	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	

Fig. 128. Matriz de caracteres con 34 taxones y 44 caracteres. Abreviaturas: **AR**, Artesilla; **AV**, Arroyo del Val; **BÑ**, Buñol; **CET**, Cetina de Aragón; **H1**, Henares 1; **LB**, La Barranca; **LO**, Loranca Arenas; **M**, Manchones; **OS**, Olival da Suzana; **P5**, Paracuellos 5; **QF**, Quinta da Farinheira; **RA3B**, Ramblar 3B; **RET**, La Retama; **TA**, Tarazona de Aragón.

Capítulo V

Conclusiones



A continuación se enumeran las siguientes conclusiones, de acuerdo a los objetivos planteados y a los resultados obtenidos de la revisión sistemática y del análisis filogenético en el presente trabajo:

1. Conclusiones Generales

1.1. Los Hemicyonidae son un grupo extinto de carnívoros arctoideos cuyo registro abarca desde el Oligoceno superior hasta el Mioceno superior temprano. Su distribución geográfica incluye principalmente Norte América y Eurasia, y con menor representación en África.

1.2. En la Península Ibérica el registro de hemiciónidos comienza en la MN2. Los yacimientos peninsulares de la MN3 son bastante escasos y no se ha registrado ningún Hemicyonidae, mientras que en el resto de Europa los yacimientos de esta edad son más abundantes y los hemiciónidos están presentes con las especies *Phoberocyon dehmi*, *P. aurelianensis*, *Plithocyon bruneti* y *Hemicyon gargan*. Desde la MN4 hasta la MN7/8, el grupo experimentó una importante radiación, siendo muy abundantes en los yacimientos de la Península Ibérica. Durante el final del Mioceno medio (MN7/8) el grupo desaparece bruscamente en los yacimientos ibéricos, al igual que sucede en otras áreas de Europa. En el Mioceno superior ya no hay registro de Hemicyonidae en la Península Ibérica. Sin embargo, en el Mioceno terminal de Venta del Moro (MN13) la familia reaparece con un género de talla grande, *Agriotherium*, registrándose también en el yacimiento plioceno de Alcoy Mina (MN14), y que por el momento es el último representante en España de esta familia.

2. Conclusiones Sistemáticas

2.1. Se ha realizado una revisión taxonómica de los restos fósiles craneales y dentognáticos de veintisiete yacimientos del Mioceno inferior y medio de la Península Ibérica. Este estudio ha consistido en la descripción y estudio biométrico de los fósiles, y su comparación con los otros taxones de Hemicyonidae de Eurasia y Norte América. En la Figura 129 se presentan las determinaciones taxonómicas propuestas en el presente trabajo.

3. Conclusiones Filogenéticas (Análisis de Máxima Parsimonia)

3.1. Para el análisis cladístico se codificó una matriz de 34 taxones que incluyen a los fósiles más representativos de la Península Ibérica, Eurasia, Norte América y África, y 44 caracteres morfológicos del cráneo, mandíbula y dentición.

3.2. Se ha realizado un análisis filogenético de máxima parsimonia, en el que se han recuperado 40 árboles igualmente parsimoniosos, a partir de los cuales se calcularon un consenso estricto y un consenso “majority rule” al 50%. Con el programa informático MacClade 4.05 OS X se reconstruyó el árbol propuesto en el consenso estricto, para conocer la distribución de los estados de carácter sinapomórficos de los nodos.

3.3. Las diferencias entre el cladograma del consenso estricto y el del “majority rule” son menores, y ambos reflejan una dicotomía que separa a *Phoberocyon* del resto de los Hemicyonidae y que podría avalar la separación en dos subfamilias propuesta por Ginsburg y Morales (1995), Phoberocyoninae y Hemicyoninae.

3.4. En Ginsburg y Morales (1995, 1998) se propuso incluir en la subfamilia Phoberocyoninae a los géneros *Phoberocyon*, *Plithocyon* y *Phoberogale*, pero en el análisis no se avala la propuesta de incluir a *Plithocyon* dentro de esta subfamilia.

3.5. Los resultados no discriminan entre los *Phoberocyon hispanicus* de los yacimientos de Loranca Arenas y Ramblar 3B (Fig. 129), pero sí permiten diferenciar a esta especie del clado formado por *P. aurelianensis* y *P. johnhenryi*.

3.6. La subfamilia Hemicyoninae incluiría a dos clados, uno formado por las especies europeas de *Plithocyon* y *Agriotherium* (Agriotherini) y un segundo clado constituido por *Dinocyon*, *Zaragocyon* y *Hemicyon* (Hemicyonini).

3.7. *Plithocyon* se presenta como un taxón complejo y claramente parafilético. Una revisión en profundidad del género es necesaria para dilucidar las relaciones entre los diferentes taxones incluidos en el género.

3.8. *Agriotherium* muestra una mayor relación con las especies *Plithocyon armagnacensis* de Sansan y *Pl. antunesi* de Portugal. Dentro de este género, *A. insignis* aparece como un grupo hermano de las otras tres especies consideradas (*A. sivalensis*, *A. africanum*, *A. roblesii*), que se agrupan en una politomía. Es necesario ampliar el análisis cladístico con más especies de *Agriotherium*, y de ursoideos actuales y extintos, para corroborar esta relación con hemiciónidos.

3.9. Hemicyonini estaría constituido por dos linajes. En el primero, la especie *Dinocyon thenardi* está incluida en una politomía con otras formas atribuidas a *Hemicyon*. Pese a esta relación se ha propuesto (Fig. 129):

(1) Cambiar la atribución genérica de la especie *Hemicyon teilhardi* pasando a denominarse *Dinocyon teilhardi*— Sería el primer registro de *Dinocyon* en el Mioceno medio de Asia.

(2) La especie *Hemicyon mayoralii* de Tarazona de Aragón pasa a determinarse como *Dinocyon mayoralii*— Ampliación el rango biocronológico de *Dinocyon* en Europa hasta la MN5.

(3) Cambiar las asignaciones de *Hemicyon* sp. aff. *H. sansaniensis* de La Barranca y de *H. sansaniensis* de Manchones a *Dinocyon* aff. *mayoralii*, y determinar al material inédito de Carpetana bajo esta misma denominación— Serían las tres primeras localidades de la MN6 con registro del género *Dinocyon*.

En el árbol del consenso “majority rule” la politomía en *Dinocyon* se resuelve débilmente, con un clado que agrupa a *D. aff. mayoralii* de Manchones y Carpetana.

Determinación Original	Referencias	Localidad	Dentición Superior	Dentición Inferior	Determinación Actual
<i>Zaragocyon daamsi</i>	Ginsburg y Morales (1995)	Cetina de Aragón	Sí	Sí	<i>Zaragocyon daamsi</i>
<i>Phoberocyon aureliensis</i>	Mayet (1908)	Sables de l'Orléanais	Sí	Sí	<i>Phoberocyon aureliensis</i>
<i>Phoberocyon johnhenryi</i>	White (1947)	Thomas Farm	Sí	Sí	<i>Phoberocyon johnhenryi</i>
<i>Phoberocyon hispanicus</i>	Ginsburg y Morales (1998)	Loranca Arenas	Sí	Sí	<i>Phoberocyon hispanicus</i>
<i>Phoberocyon hispanicus</i>	Ginsburg y Morales (1998)	Ramblar 38	Sí	Sí	<i>Phoberocyon hispanicus</i>
<i>Hemicyon gargan</i>	Ginsburg y Morales (1998)	Noyant-sous-le-Lude	Sí	Sí	<i>Hemicyon gargan</i>
<i>Plithocyon bruneti</i>	Ginsburg (1980)	Faluns d' Anjou	Sí	Sí	<i>Plithocyon bruneti</i>
<i>Hemicyon stehlini</i>	Hürzeler (1944)	Pontlevoy	Sí	Sí	<i>Hemicyon stehlini</i>
<i>Hemicyon stehlini</i>	Azanza et al. (1993)	Artesilla	Sí	Sí	<i>Hemicyon stehlini</i>
		Els Casots	Sí	Sí	<i>Hemicyon stehlini</i>
		Els Casots	Sí	Sí	<i>Plithocyon cf. barstowensis</i>
<i>Hemicyon stehlini</i>	Belinchón y Morales (1989)	Buñol	Sí	Sí	<i>Hemicyon stehlini</i>
<i>Hemicyon stehlini</i>	Belinchón y Morales (1989)	Buñol	Sí	Sí	<i>Plithocyon cf. barstowensis</i>
<i>Hemicyon stehlini</i>	Ginsburg y Antunes (1995)	Quinta da Barbacena	Sí		<i>Hemicyon stehlini</i>
<i>Hemicyon stehlini</i>	Ginsburg y Antunes (1995)	Quinta do Pombeiro	Sí		<i>Hemicyon cf. stehlini</i>
		El Terrero	Sí		<i>Hemicyon cf. stehlini</i>
<i>Hemicyon sansaniensis parvus</i>	Ginsburg y Antunes (1995)	Quinta da Farinheira	Sí		<i>Hemicyon stehlini</i>
<i>Plithocyon antunesi</i>	Ginsburg y Morales (1998)	Quinta da Farinheira	Sí		<i>Plithocyon antunesi</i>
<i>Plithocyon antunesi</i>	Ginsburg y Morales (1998)	Olival da Suzana		Sí	<i>Plithocyon antunesi</i>
<i>Hemicyon sansaniensis parvus</i>	Ginsburg y Antunes (1995)	Olival da Suzana	Sí		<i>Plithocyon antunesi</i>
<i>Plithocyon antunesi</i>	Ginsburg y Morales (1998)	Courelas do Covão		Sí	<i>Plithocyon cf. barstowensis</i>
<i>Plithocyon barstowensis</i>	Frick (1926)	Barstow	Sí	Sí	<i>Plithocyon barstowensis</i>
<i>Plithocyon ursinus</i>	Frick (1926)	Santa Fé	Sí	Sí	<i>Plithocyon ursinus</i>
<i>Plithocyon conquense</i>	Ginsburg y Morales (1998)	La Retama	Sí	Sí	<i>Plithocyon conquense</i>
		La Retama	Sí		<i>H. sansaniensis</i>
<i>Plithocyon armagancensis</i>	Ginsburg (1955)	Sansan	Sí	Sí	<i>Plithocyon armagancensis</i>
<i>Plithocyon armagancensis</i>	Ginsburg y Morales (1998)	Paracuellos 5	Sí	Sí	<i>Plithocyon aff. armagancensis</i>
<i>Plithocyon armagancensis</i>	Peigné et al. (2006)	Arroyo del Val	Sí	Sí	<i>Plithocyon aff. armagancensis</i>
		Carpetana		Sí	<i>Plithocyon sp.</i>
		Carpetana	Sí	Sí	<i>Dinocyon aff. mayoralis</i>
		Carpetana	Sí		<i>Hemicyon cf. sansaniensis</i>
<i>Hemicyon mayoralis</i>	Astibia, Morales y Ginsburg (2000)	Tarazona de Aragón	Sí	Sí	<i>Dinocyon mayoralis</i>
<i>Hemicyon mayoralis</i>	Astibia, Morales y Ginsburg (2000)	Tarazona de Aragón		Sí	<i>Hemicyon sansaniensis</i>
		Valdemoros 4A		Sí	<i>Dinocyon aff. mayoralis</i>
		Puente de Vallecas		Sí	<i>Dinocyon aff. mayoralis</i>
<i>Hemicyon sp. aff. H. sansaniensis</i>	Peigné et al. (2006)	La Barranca		Sí	<i>Dinocyon aff. mayoralis</i>
<i>Hemicyon sansaniensis sansaniensis</i>	Ginsburg y Morales (1998)	Manchones	Sí		<i>Dinocyon aff. mayoralis</i>
<i>Dinocyon thenardi</i>	Jourdan (1861)	La Grive-Saint-Alban	Sí	Sí	<i>Dinocyon thenardi</i>
<i>Hemicyon teilhardi</i>	Colbert (1939)	Wolf Camp	Sí	Sí	<i>Dinocyon teilhardi</i>
<i>Hemicyon sansaniensis</i>	Lartet (1851)	Sansan	Sí	Sí	<i>Hemicyon sansaniensis</i>
		El Cañaveral		Sí	<i>Hemicyon sansaniensis</i>
		El Cañaveral	Sí		<i>Hemicyon sp.</i>
<i>Hemicyon sansaniensis sansaniensis</i>	Ginsburg y Morales (1998)	Henares 1	Sí	Sí	<i>Hemicyon sansaniensis</i>
<i>Hemicyon sansaniensis parvus</i>	Ginsburg y Antunes (1995)	Quinta da Silvéria		Sí	<i>Hemicyon cf. sansaniensis</i>
<i>Agriotherium sivalensis</i>	Cautley y Falconer (1836)	Siwaliks Hills	Sí	Sí	<i>Agriotherium sivalensis</i>
<i>Agriotherium africanum</i>	Hendey (1972)	Langebaanweg	Sí	Sí	<i>Agriotherium africanum</i>
<i>Agriotherium insignis</i>	Gervais (1859)	Montpellier	Sí	Sí	<i>Agriotherium insignis</i>
<i>Agriotherium roblesi</i>	Morales y Aguirre (1976)	Venta del Moro	Sí	Sí	<i>Agriotherium roblesi</i>

Determinación Original	Referencias	Localidad	Dentición Superior	Dentición Inferior	Determinación Actual
<i>Phoberocyon hispanicus</i>	Ginsburg y Morales (1998)	Loranca Arenas	Sí		<i>Hemicyonidae</i> indet.
		Els Casots		Sí	<i>Hemicyonidae</i> indet.
		Els Casots	Sí		<i>Hemicyonidae</i> indet.
<i>Hemicyon stehlini</i>	Belinchón y Morales (1989)	Buñol		Sí	<i>Hemicyonidae</i> indet.
<i>Hemicyon stehlini</i>	Belinchón y Morales (1989)	Buñol	Sí		<i>Hemicyonidae</i> indet.
		Marqués de Monistrol	Sí		<i>Hemicyonidae</i> indet.
		La Retama	Sí		<i>Hemicyonidae</i> indet.
		El Terrero	Sí		<i>Hemicyonidae</i> indet.
		El Cañaveral	Sí	Sí	<i>Hemicyonidae</i> indet.
		El Cañaveral	Sí	Sí	<i>Hemicyonidae</i> indet.
<i>Hemicyonidae</i> indet.	Morales y Soria (1985)	Puente de Vallecas	Sí		<i>Hemicyonidae</i> indet.
<i>Hemicyon sansaniensis parvus</i>	Ginsburg y Antunes (1995)	Olival da Suzana		Sí	<i>Hemicyonidae</i> indet.
<i>Hemicyon sansaniensis parvus</i>	Ginsburg y Antunes (1995)	Quinta da Farinheira		Sí	<i>Hemicyonidae</i> indet.
		Carpetana	Sí	Sí	<i>Hemicyonidae</i> indet.
<i>Hemicyon sansaniensis sansaniensis</i>	Ginsburg y Morales (1998)	Alhambra-Túneles	Sí		<i>Hemicyonidae</i> indet.
<i>Hemicyon goerlachensis</i>	Ginsburg y Morales (1998)	Can Marcet (= Hostalets de Pierola)	Sí		<i>Hemicyonidae</i> indet.

Fig. 129. Resumen de la sistemática de las especies de hemiciónidos del Mioceno de Eurasia, África y Norte América propuesta en este trabajo. En negrita, taxones descritos en el presente trabajo.

3.10. El segundo linaje incluido en Hemicyonini aparece formado por dos agrupaciones monofiléticas. Una que relaciona a *Zaragocyon daamsi* con *Hemicyon gargan*, y que puede sugerir que este último taxón podría ser considerado una segunda especie de *Zaragocyon*. Y otra que incluye a las especies europeas de *H. stehlini* y *H. sansaniensis* de los yacimientos estudiados (ver Figura 129).

3.11. Los clados Hemicyonini y Agriotherini aparecen formando una politomía con las especies norteamericanas *Plithocyon barstowensis* y *Pl. ursinus*, y dos taxones escasamente

representados de los yacimientos españoles de els Casots y Paracuellos 5. En ninguno de estos dos yacimientos el material es abundante y su relación con las formas americanas o europeas es incierta (Fig. 129).

3.12. En los árboles del consenso estricto y del “majority rule”, la especie *Pl. barstowensis* se sitúa basal al clado formado por los *Plithocyon* europeos y *Agriotherium*, pero *Pl. ursinus* y las formas de els Casots y Paracuellos 5 no cambian de posición.

4. Conclusiones Filogenéticas (Análisis Bayesiano)

4.1. Debido a que los valores obtenidos en los métodos de estima de soporte de ramas Bootstrap y Bremer del análisis de máxima parsimonia fueron bajos, se hizo un segundo análisis Bayesiano que es más resolutivo en situaciones de mucha homoplasia como ocurre en este grupo.

4.2. En el análisis se han obtenido tres nodos bien soportados o con una probabilidad posterior alta:

(1) Nodo A, que discrimina a *Phoberocyon* de *Dinocyon* + *Hemicyon* + *Zaragocyon* + *Plithocyon* + *Agriotherium*, manteniéndose la dicotomía de *Phoberocyoninae* y *Hemicyoninae*. En *Phoberocyoninae* surge un nuevo linaje formado por las formas de Ramblar 3B y Loranca Arenas, resolviendo la politomía del consenso estricto.

(2) Nodo B, que agrupa a la forma de Manchones con el clado formado por el resto de *Hemicyoninae*.

(3) Nodo C, que incluye a las especies de *Agriotherium*. En este clado *A. insignis* y *A. africanum* aparecen como grupos hermanos de un nuevo clado que agrupa a los fósiles de Venta del Moro y *A. sivalensis*.

4.3. El clado *Agriotherium* sigue relacionándose con *Plithocyon*, pero con un taxón temporalmente más antiguo (MN3), *Pl. bruneti*, y que podría sugerir la existencia de un linaje fantasma que involucrase a ambos géneros.

4.4. Los fósiles de La Retama, entre los que se incluyen el holotipo de *Pl. conquense*, forman un grupo hermano del clado *Pl. bruneti* + *Agriotherium*.

4.5. Se resuelven las politomías en *Plithocyon* del consenso estricto, pero las relaciones con las formas de Paracuellos 5, els Casots y Arrovo del Val siguen sin ser concluyentes, y los taxones americanos *Pl. ursinus* y *Pl. barstowensis* aparecen como grupos hermanos.

4.6. La relación de *Pl. barstowensis* con las especies europeas de *Plithocyon* y la forma de Arroyo del Val sería más parecida a la observada en el cladograma del “majority rule”.

4.7. La otra parte de los fósiles de La Retama no se agrupan con el resto de formas europeas que constituían el clado de *H. sansaniensis* en el consenso estricto, sino que aparecen como un

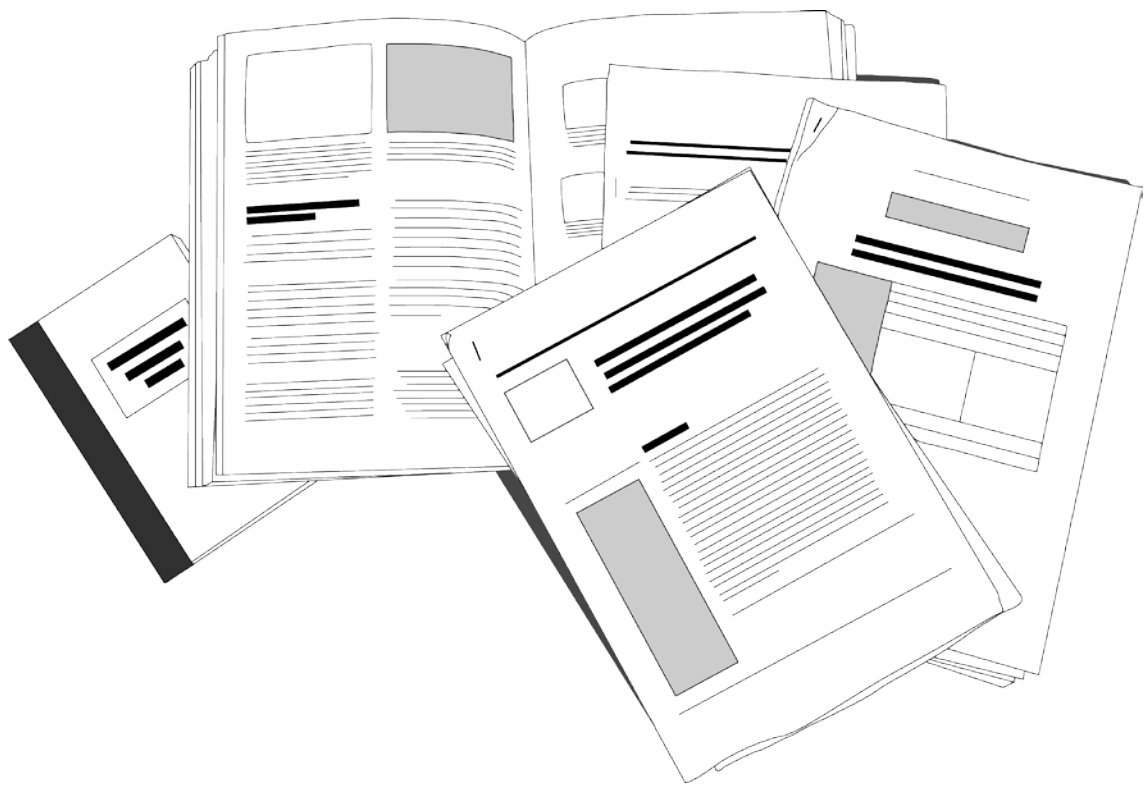
grupo hermano basal de una dicotomía que separa al clado *Plithocyon* + *Agriotherium* de otro formado por *H. stehlini* + *H. gargan* + Cetina de Aragón.

4.8. El clado *H. stehlini* + *H. gargan* + Cetina de Aragón se divide en dos linajes, uno incluye a *H. stehlini* y el otro relaciona nuevamente a *H. gargan* con *Zaragocyon* de la localidad de Cetina de Aragón.

4.9. Los taxones de Manchones y Carpetana determinados como *D. aff. mayoralis* no se relacionan entre sí ni con las otras formas atribuidas al género *Dinocyon*, a diferencia de los dos consensos del análisis de máxima parsimonia. El taxón de Manchones aparece como grupo basal de los Hemicyoninae.

4.10. Se observa una dicotomía que agrupa a dos linajes, uno constituido por *D. mayoralis* de Tarazona de Aragón y el taxón de La Barranca, y otro que incluye a *D. thenardi* y *D. teilhardi*.

Bibliografía



- ABELLA, J. 2011. *Indarctos arctoides* Depéret, 1895 (Carnivora, Mammalia) del yacimiento vallesiense de Batallones 3 (cuenca de Madrid), Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid. 403 pp.
- ABELLA, J., ALBA, D.M., ROBLES, J.M., VALENCIANO, A., ROTGERS, C., CARMONA, R., MONTOYA, P., MORALES, J. 2012. *Kretzoiarctos* gen. nov., the Oldest Member of the Giant Panda Clade. *PLoS ONE*, 7: e48985.
- ABELLA, J., MONTOYA, P., MORALES, J. 2014. Paleodiversity of the Superfamily Ursoidea (Carnivora, Mammalia) in the Spanish Neogene, related to environmental changes. *Journal of Iberian Geology*, 40: 11–18.
- AGUIRRE, E. 1963. Situación de las capas con *Hipparion* de Granada en la serie Neógena mediterránea. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*: 239–246.
- AGUIRRE, E. 2003. Messiniense: compleja y grave crisis ecológica. *Estudios Geológicos*, 59: 205–212.
- AGUSTÍ, J., GARCÉS, M., KRIJGSMAN, W. 2006. Evidence for African-Iberian exchanges during the Messinian in the Spanish mammalian record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238: 5–14.
- ALBA, D.M., CASANOVAS-VILAR, I., GARCÉS, M., ROBLES, J.M. 2017. Ten years in the dump: An updated review of the Miocene primate-bearing localities from Abocador de Can Mata (NE Iberian Peninsula). *Journal of Human Evolution*, 102: 12–20.
- ALBA, D.M., DEMIGUEL, D., MORALES, J., SÁNCHEZ, I.M., MOYÀ-SOLÀ, S. 2014. New remains of *Dorcatherium crassum* (Artiodactyla: Tragulidae) from the Early Miocene (MN4) of Els Casots (Subirats, Vallès-Penedès Basin). *Comptes Rendus Palevol*, 13: 73–86.
- ALBERDI, M.T., BONÉ, E. 1978. Macrovertébrés du gisement d'Arenas del Rey (Miocène supérieur du Bassin de Grenade, Andalousie, Espagne). *Bulletin de la Société belge de géologie*, 87: 199–214.
- ALBERDI, M.T., JIMÉNEZ, E., MORALES, J., SESÉ, C. 1981a. Moratines: primeros micromamíferos en el Mioceno medio del área de Madrid. *Estudios Geológicos*, 37: 291–305.
- ALBERDI, M.T., MORALES, J., MOYA, S., SANCHIZ, B. 1981b. Macrovertebrados (Reptilia y Mammalia) del yacimiento finimioceno de Librilla (Murcia). *Estudios Geológicos*, 37: 307–312.
- ALBERDI, M.T., RODRÍGUEZ, J. 1999. Restos de *Anchitherium* de Lisboa, Portugal. *Ciências da Terra (UNL)*, 13: 93–114.
- ALCALÁ, L., ALONSO-ZARZA, A.M., ÁLVAREZ SIERRA, M.A., AZANZA, B., CALVO, J.P., CAÑAVÉRAS, J.C., VAN DAM, J.A., GARCÉS, M., KRIJGSMAN, W., VAN DER MEULEN, A.J., MORALES, J., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., PÉREZ GONZÁLEZ, A., SÁNCHEZ MORAL, S., SANCHO, R., SANZ RUBIO, E. 2000. El registro sedimentario y faunístico de las

- cuenas de Calatayud-Daroca y Teruel. Evolución paleoambiental y paleoclimática durante el Neógeno. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 13: 323–343.
- ALCALÁ, L., CERDEÑO, E., MONTOYA, P., MORALES, J., PÉREZ, B., SORIA, D. 1990. Composición taxonómica y anatómica de los restos de macrovertebrados del Mioceno inferior continental de Loranca del Campo (Cuenca). *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización*: 7–12.
- ALDANA CARRASCO, E.J. 1991. *Roedores esciuromorfos del Neógeno de Cataluña*, Tesis doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona. 304 pp.
- ALDANA CARRASCO, E.J. 1992. Los Sciurinae (Rodentia, Mammalia) del Mioceno de la Cuenca del Vallès-Penedès (Cataluña, España). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 2: 69–97.
- ALONSO-ZARZA, A.M., CALVO, J.P., SILVA, P.G., TORRES, T. 2004. Cuenca del Tajo. En: *Geología de España*. J.A. VERA (Ed.). 556–561 pp. Sociedad Geológica de España / Instituto Geológico y Minero de España. Madrid.
- ÁLVAREZ SIERRA, M.A., CALVO, J.P., MORALES, J., ALONSO-ZARZA, A., AZANZA, B., GARCÍA PAREDES, I., HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, M., VAN DER MEULEN, A.J., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., QUIRALTE, V., SALESA, M.J., SÁNCHEZ, I.M., SORIA, D. 2003. El tránsito Aragoniense-Vallesiense en el área de Daroca-Nombrevilla (Zaragoza, España). *Coloquios de Paleontología*, Vol. Ext. 1: 25–33.
- ÁLVAREZ-SIERRA, M.A., GARCÍA PAREDES, I., PELÁEZ-CAMPOMANES, P. 2006a. Middle Miocene Rodents from the Tarazona Area (Ebro Basin, Spain). *Beiträge zur Paläontologie*, 30: 5–13.
- ÁLVAREZ SIERRA, M.A., GARCÍA PAREDES, I., VAN DEN HOEK OSTENDE, L., VAN DER MEULEN, A.J., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., SEVILLA, P. 2006b. The Middle Aragonian (Middle Miocene) Micromammals from La Retama (Intermediate Depression, Tagus Basin) Province of Cuenca, Spain. *Estudios Geológicos*, 62: 401–428.
- ANADÓN, P., SANZ-RUBIO, E., ALCALÁ, L., ALONSO-ZARZA, A.M., CALVO, J.P., ORTÍ, F., ROSELL, L., 2004. Cuenca de Calatayud. En: *Geología de España*. J.A. VERA (Ed.). 563–565 pp. Sociedad Geológica de España / Instituto Geológico y Minero de España. Madrid.
- ANTUNES, M.T. 1960. Notes sur la Géologie et la Paléontologie du Miocène de Lisbonne. II Carnassiers fissipèdes. *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, 13: 269–292.
- ANTUNES, M.T. 1969. Mamíferos não marinhos do Miocénico de Lisboa: ecologia e estratigrafia. *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, 17: 75–85.
- ANTUNES, M.T., TORQUATO, J.R. 1969. Notes sur la Géologie et la Paléontologie du Miocène de Lisbonne. VI La coupe de Quinta da Silvéria (Helvétien Vb et Vc): stratigraphie et évolution morphologique. *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, 17: 1–30.

- ANTUNES, M.T. 1979. "Hispanotherium fauna" in Iberian Middle Miocene, its importance and paleogeographical meaning. *Annales Géologiques des Pays Helléniques*, Athènes, t. hors série, fasc. 1: 19–26.
- ANTUNES, M.T., GINSBURG, L. 1983. Les rhinocerotidés du Miocène de Lisbonne. Systématique, écologie, paleobiogéographie, valeur stratigraphique. *Ciências da Terra (UNL)*, 7: 17–98.
- ANTUNES, M.T., PAIS J. 1983. Climate during Miocene in Portugal and its evolution. *Paléobiologie continentale*, 14: 75–89.
- ANTUNES, M.T. 1984. Essai de synthèse sur les Mammifères du Miocène du Portugal. *Volume d'hommage au géologue G. Zbyszewski*: 301–323.
- ANTUNES, M.T., CALVO, J.P., HOYOS, M., MORALES, J., ORDOÑEZ, S., PAIS, J., SESÉ, C. 1987. Ensayo de correlación entre el Neógeno de las áreas de Madrid y Lisboa (Cuencas Alta y Baja del Río Tajo). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 73: 85–102.
- ANTUNES, M.T., ELDERFIELD, H., LEGOINHA, P., NASCIMENTO, A., PAIS, J. 1999. A stratigraphic framework for the Miocene from the Lower Tagus Basin (Lisbon, Setúbal Peninsula, Portugal). Depositional sequences, biostratigraphy and isotopic ages. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 12: 3–15.
- ANTUNES, M.T. 2000. Miocene mammals from Lisbon and geologic age. A showcase for marine-continental correlations. *Ciências da Terra (UNL)*, 14: 343–348.
- ANTUNES, M.T., GINSBURG, L. 2003. The *Deinotherium* (Proboscidea, Mammalia): an abnormal tusk from Lisbon, the Miocene record in Portugal and the first appearance datum. Evidence from Lisbon, Portugal. *Ciências da Terra (UNL)*, 15: 173–190.
- ASTIBIA, H., MORALES, J., GINSBURG, L. 2000. *Hemicyon mayoralii* nov. sp., Ursidae du Miocène moyen de Tarazona de Aragon (bassin de l'Ebre, Aragon, Espagne). *Annales de Paléontologie*, 86: 69–79.
- ASTIBIA, H., MORALES, J., SESÉ, C. 1981. Tarazona de Aragón. Nueva fauna miocena de vertebrados. *Turiaso*, 2: 197–203.
- AZANZA, B., CERDEÑO, E., GINSBURG, L., VAN DER MADE, J., MORALES, J., TASSY, P. 1993. Les grands mammifères du Miocène inférieur d'Artesilla, bassin de Calatayud-Teruel (province de Saragosse, Espagne). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris C, 15: 105–153.
- AZNAR AGUILERA, J.M., PÉREZ GONZÁLEZ, A. 1990. Hoja geológica núm. 535 (Algete). *Mapa Geológico de España, E. 1:50000*. Segunda Serie. I.G.M.E. Madrid.
- BARONE, R. 1999. *Anatomie comparée des mammifères domestiques*. 761 pp. VIGOT Frères (Eds.). Tome 1, Ostéologie, Quatrième édition, France.
- BELINCHÓN, M., MORALES, J. 1989. Los carnívoros del Mioceno inferior de Buñol (Valencia, España). *Revista Española de Paleontología*, 4: 3–8.

- BELINCHÓN, M., ROBLES, F. 1984. Los rinoceróntidos fósiles del Mioceno inferior de Buñol (Valencia). *Estudios Geológicos*, 40: 61–80.
- BONIS, L. de 1971. Deux nouveaux carnassiers des Phosphorites du Quercy. *Annales de Paléontologie*, 57: 117–127.
- BONIS, L. de 2011. A new species of *Adelpharctos* (Mammalia, Carnivora, Ursidae) from the late Oligocene of the “Phosphorites du Quercy” (France). *Estudios Geológicos*, 67: 179–186.
- BONIS, L. de 2013. Ursidae (Mammalia, Carnivora) from the Late Oligocene of the “Phosphorites du Quercy” (France) and a reappraisal of the genus *Cephalogale* Geoffroy, 1862. *Geodiversitas*, 35: 787–814.
- CABRERA, LI., ROCA, E., GARCÉS, M., DE PORTA, J. 2004. Estratigrafía y evolución tectonosedimentaria oligocena superior-neógena del sector central del margen catalán (Cadena Costero-Catalana). En: *Geología de España*. J.A. VERA (Ed.). 569–572 pp. Sociedad Geológica de España / Instituto Geológico y Minero de España. Madrid.
- CASANOVAS-VILAR, I., ALBA, D.M., MOYÀ-SOLÀ, S., 2011a. Parada 1. Panoràmica general de la cuenca y yacimiento de Els Casots (Subirats): una fauna de vertebrados del Aragoniense inferior. *Paleontologia i evolució*, memòria especial, núm. 6: 81–88.
- CASANOVAS-VILAR, I., ALBA, D.M., ROBLES, J.M., MOYÀ-SOLÀ, S. 2011b. Registro paleontológico continental del Mioceno de la cuenca del Vallès-Penedès. *Paleontologia i evolució*, memòria especial, núm. 6: 55–80.
- CASANOVAS-VILAR, I., DEMIGUEL, D., GALINDO, J., ROBLES, J.M., GARCÉS, M., CABRERA, L. 2011c. The continental Burdigalian (Early Miocene) of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia, Spain). En: *Viajando a mundos pretéritos*. A. PÉREZ-GARCÍA, F. GASCÓ, J.M. GASULLA, F. ESCASO (Eds.). 93–100 pp. Ayuntamiento de Morella. Morella.
- CASANOVAS-VILAR, I., MADERN, A., ALBA, D.M., CABRERA, L., GARCÍA-PAREDES, I., VAN DEN HOEK OSTENDE, L., DEMIGUEL, D., ROBLES, J.M., FURIÓ, M., VAN DAM, J., GARCÉS, M., ANGELONE, C., MOYÀ-SOLÀ, S. 2016. The Miocene mammal record of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia). *Comptes Rendus Palevol*, 15: 791–812.
- CASTIELLA, J. 1977. Hoja geológica núm. 320 (Tarazona). *Mapa Geológico de España*, E. 1:50000. Segunda Serie. I.G.M.E. Madrid.
- CAUTLEY, P.T., FALCONER, H. 1836. Note on the *Ursus sivalensis*, a new fossil species, from the Siválík Hills. *Asiatic Researches*, 19: 193–200.
- CAUTLEY, P.T., FALCONER, H. 1868. On *Ursus sivalensis*, a new fossil species from the Sewalik Hills. In: *Palaeontological memoirs and notes of the late HUGH FALCONER*. C. MURCHISON (Ed.). 321–330 pp. Fauna Antiqua Sivalensis, Vol. I. London.
- CHEN, G.F. 1981. A new species of *Amphicyon* from the Pliocene of Zhong Xiang, Hubei. *Vertebrata Palasiatica*, 19: 21–34.

- CIVIS, J. 2004. Cuencas cenozoicas. *En: Geología de España*. J.A. VERA (Ed.). 531–533 pp. Sociedad Geológica de España / Instituto Geológico y Minero de España. Madrid.
- COLBERT, E.H. 1935. Mammalian faunas of the Siwalik series. *In: Siwalik mammals in the American Museum of Natural History*. 29–36 pp. The American Philosophical Society. Philadelphia.
- COLBERT, E.H. 1939. Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 76: 47–81.
- COLBERT, E.H. 1941. The Ancestral Ursid, *Hemicyon*, in Nebraska. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 2: 49–57.
- COLOMER, M., SANTANACH, P. 1988. Estructura y evolución del borde sur-occidental de la Fosa de Calatayud-Daroca. *Geogaceta*, 4: 29–31.
- COPE, E.D. 1875. On fossil Lemurs and Dogs. *In: Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 27: 255–256.
- CORTÉS GRACIA, A.L., CASAS SAINZ, A.M. 2000. ¿Tiene el sistema de fosas de Teruel origen extensional?. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 13: 445–470.
- COTTER, J.C.B. 1903-1904. Esquisse du Miocène marin portugais. *En: Mollusques tertiaires du Portugal. Planches de Céphalopodes, Gastéropodes et Pélécypodes laissées par F.A. Pereira da Costa. Accompagnées d'une explication sommaire et d'une esquisse géologique*. G.F. DOLLFUS, J.C.B. COTTER, J.P. GOMES (Eds.). 1–48 pp. Commission du Service Géologique du Portugal. Lisbonne.
- CRUSAFONT, M. 1965. Observations à un travail de M. Freudenthal et P.Y. Sondaar sur les nouveaux gisements à *Hipparion* d'Espagne. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 68: 121–126.
- CRUSAFONT, M. 1969. Sobre la edad del yacimiento de Mamíferos fósiles de Buñol (Valencia). *Acta Geológica Hispánica*, 4: 64–66.
- CRUSAFONT, M., AGUIRRE, E. 1973. El Arenoso (Carrascosa del Campo, Cuenca): primera fauna española de vertebrados del Estampienense superior. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Geológica*, 71: 21–28.
- CRUSAFONT, M., QUINTERO, I. 1970. Noticia preliminar acerca de un nuevo yacimiento de mamíferos fósiles de la provincia de Guadalajara. *Acta Geológica Hispánica*, 5: 102–104.
- CRUSAFONT, M., QUINTERO, I. 1971. Empleo del escintilómetro para el descubrimiento de yacimientos de vertebrados. *I Congreso Hispano-Luso-Americano*, Madrid-Lisboa, 1: 141–156.
- CRUSAFONT, M., TRUYOLS, J. 1954. Catálogo paleomastológico del Mioceno del Vallés-Penedés y de Calatayud-Teruel. *Segundo Cursillo Internacional de Paleontología. Museo de la Ciudad de Sabadell, Sección de Paleontología, Sabadell*, 25 pp.

- CRUSAFONT, M., VILLALTA, J.F. 1947. Sobre un interesante rinoceronte (*Hispanotherium* nov. gen.) del Mioceno del Valle del Manzanares. *Las Ciencias*, 12: 869–883.
- CUENCA BESCÓS, G. 1988. Revisión de los Sciuridae del Aragoniense y del Ramblense en la fosa de Calatayud-Montalbán. *Scripta Geologica*, 87: 1–116.
- DAAMS, R. 1976. Miocene Rodents (Mammalia) from Cetina de Aragón (Prov. Zaragoza) and Buñol (Prov. Valencia), Spain I. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, series B-PALAEONTOLOGY*, 79: 152–182.
- DAAMS, R. 1989. Miscellaneous Gliridae from the Miocene of the Calatayud-Teruel Basin, Aragón, Spain. *Scripta Geologica*, 89: 13–26.
- DAAMS, R., FREUDENTHAL, M. 1974. Early Miocene Cricetidae (Rodentia, Mammalia) from Buñol (Prov. Valencia, Spain). *Scripta Geologica*, 24: 1–19.
- DAAMS, R., FREUDENTHAL, M. 1981. Aragonian: the Stage concept versus Neogene Mammal Zones. *Scripta Geologica*, 62: 1–17.
- DAAMS, R., FREUDENTHAL, M., ALVAREZ SIERRA, M. 1987. Ramblian; A new stage for continental deposits of early miocene age. *Geologie en Mijnbouw*, 65: 297–308.
- DAAMS, R., FREUDENTHAL, M., VAN DE WEERD, A. 1977. Aragonian, a new stage for continental deposits of Miocene age. *Newsletters Stratigraphy*, 6: 42–55.
- DAAMS, R., LACOMBA, J.I., LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. 1986. Nuevas faunas de micromamíferos del Terciario continental de la Depresión Intermedia (provincia de Cuenca, España centro-oriental). *Estudios Geológicos*, 42: 181–196.
- DAAMS, R., VAN DER MEULEN, A.J., ALVAREZ SIERRA, M.A., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., CALVO, J.P., ALONSO ZARZA M.A., KRIJGSMAN, W. 1999a. Stratigraphy and sedimentology of the Aragonian (Early to Middle Miocene) in its type area (North-Central Spain). *Newsletters on Stratigraphy*, 37: 103–139.
- DAAMS, R., VAN DER MEULEN, A.J., ALVAREZ SIERRA, M.A., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., KRIJGSMAN, W. 1999b. Aragonian stratigraphy reconsidered, and a re-evaluation of the middle Miocene mammal biochronology in Europe. *Earth and Planetary Science Letters*, 165: 287–294.
- DAVIS, D.D. 1955. Masticatory apparatus in the spectacled bear *Tremarctos ornatus*. *Fieldiana: Zoology*, 37: 25–46.
- DE GIBERT, J.M., CASANOVAS-VILAR, I. 2011. Contexto geológico del Mioceno de la Cuenca del Vallès-Penedès. *Paleontologia i evolució*, memòria especial, núm. 6: 39–45.
- DEHM, R. 1950. Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. *Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, No. 58: 1–141.

- DÍAZ ARÁEZ, J.L. 2014. *Primera cita del género Diplocynodon (Crocodylia: Diplocynodontidae) en el Mioceno inferior (MN4) de la cuenca del Vallès-Penedès (NE de la Península Ibérica)*, Universitat Autònoma de Barcelona / Universitat de Barcelona.
- DÍAZ ARÁEZ, J.L., DELFINO, M., LUJÁN, À.H., FORTUNY, J., BERNARDINI, F., ALBA, D.M. 2017. New remains of *Diplocynodon* (Crocodylia: Diplocynodontidae) from the Early Miocene of the Iberian Peninsula. *Comptes Rendus Palevol*, 16: 12–26.
- DÍAZ MOLINA M. 1974. Síntesis estratigráfica preliminar de la serie terciaria de los alrededores de Carrascosa del Campo (Cuenca). *Estudios Geológicos*, 30: 63–67.
- DÍAZ MOLINA, M., LÓPEZ MARTÍNEZ, N. 1979. El Terciario continental de la Depresión Intermedia (Cuenca). Bioestratigrafía y Paleogeografía. *Estudios Geológicos*, 35: 149–167.
- DÍAZ DE NEIRA, A., CABRA GIL, P., HERNAIZ HUERTA, P.P., LÓPEZ OLMEDO, F. 1993. Hoja geológica núm. 534 (Colmenar Viejo). *Mapa Geológico de España, E. 1:50000*. Segunda Serie. I.G.M.E. Madrid.
- DURANTHON, F., MOYÀ-SOLÀ, S., ASTIBIA, H., KÖHLER, M. 1995. *Ampelomeryx ginsburgi* nov. gen., nov. sp. (Artiodactyla, Cervoidea) et la famille des Palaeomerycidae. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Paris*, 321: 339–346.
- ESTEVENS, M. 2000. Miocene marine mammals from Portugal. Paleogeographical and paleoecological significance. *Ciências da Terra (UNL)*, 14: 323–334.
- EVANS, H.E., DE LAHUNTA, A. 2010. *Guide to the dissection of the dog*. 304 pp. Elsevier, 7th ed. St. Louis, Missouri.
- FIGUEIRIDO, B., JANIS, C.M., PÉREZ-CLAROS, J.A., DE RENZI, M., PALMQVIST, P. 2012. Cenozoic climate change influences mammalian evolutionary dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109: 722–727.
- FIGUEIRIDO, B., SOIBELZON, L.H. 2010. Inferring palaeoecology in extinct tremarctine bears (Carnivora, Ursidae) using geometric morphometrics. *Lethaia*, 43: 209–222.
- FILHOL, H. 1881. *Notes sur quelques mammifères fossiles de l'époque Miocène*. 97 pp. H. GEORG (Ed.). Tome III. Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon.
- FILHOL, H. 1882. Mémoires sur quelques mammifères fossiles des Phosphorites du Quercy. *Annales des Sciences Physiques et Naturelles*: 1–46.
- FILHOL, H. 1891. Études sur les mammifères fossiles de Sansan. *Annales des Sciences Géologiques*, 21: 1–319.
- FISCHER DE WALDHEIM, G. 1817. *Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. 446 pp. Frères ZOSIMA. Tome 5. De l'Imprimerie de l'Université Impériale. Moscou.

- FRAILE, S., PÉREZ, B., DE MIGUEL, I., MORALES, J. 1997. Revisión de los carnívoros presentes en los yacimientos del Neógeno español. *En: Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico*. J.P. CALVO, J. MORALES (Eds.). 77–80 pp. UCM-CSIC. Madrid.
- FRICK, C. 1926. The Hemicyoninae and an American Tertiary Bear. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 56: 1–119.
- GAGNAISON, C., COSSARD, B., DECHAMPS, M. 2017. À propos de quelques dents et os de Mammifères Carnivores du Miocène de l'Anjou-Touraine. *Symbioses*, 35–36: 47–60.
- GARCÍA, A., HERNANDO, S., VILAS, L. 1975. Nuevos datos sobre el Terciario de Buñol (Valencia). *Estudios Geológicos*, 31: 571–575.
- GARCÍA VELEZ, A., SOUBRIER GONZÁLEZ, J., MUELAS PEÑA, A., GOY GOY, J.L., ZAZO CARDEÑA, C., GARCÍA RUZ, L. 1980. Hoja geológica núm. 721 (Cheste). *Mapa Geológico de España, E. 1:50000*. Segunda Serie. I.G.M.E. Madrid.
- GERVAIS, P. 1852. Description des ossements fossiles de mammifères rapportés d'Espagne. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 10: 147–168.
- GERVAIS, P. 1859. *Zoologie et Paléontologie françaises. Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de la France et sur leur comparaison avec les espèces propres aux autres régions du globe*. 544 pp. A. BERTRAND (Ed.). Deuxième édition. Librairie de la Société de Géographie. Paris.
- GIBERT, L., SCOTT, G.R., MONTOYA, P., RUIZ-SÁNCHEZ, F.J., MORALES, J., LUQUE, L., ABELLA, J., LERÍA, M. 2013. Evidence for an African-Iberian mammal dispersal during the pre-evaporitic Messinian. *Geology*, 41: 691–694.
- GINESTÍ, M. 2008. *Els cricètids del Miocè inferior (MN4) dels Casots (Subirats, Barcelona)*, Màster, Universitat Autònoma de Barcelona. 33 pp.
- GINSBURG, L. 1955. De la subdivision du genre *Hemicyon* Lartet (Carnassier du Miocène). *Bulletin de la Societe Géologique de France*, 5: 85–99.
- GINSBURG, L. 1961. La faune des Carnivores miocènes de Sansan. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 9: 1–190.
- GINSBURG, L., 1980. *Plithocyon bruneti* nov. sp., Hemicyoninae (Ursidae, Carnivora, Mammalia) du Miocène de France. *Compte Rendu sommaire de la Société géologique de France*, 6: 232–235.
- GINSBURG, L. 1999. Order Carnivora. *In: The Miocene Land Mammals of Europe*. G. RÖSSNER, K. HEISSIG (Eds.). 109–148 pp. Verlag Dr. Friedrich Pfeil. Munich.
- GINSBURG, L., ANTUNES, M.T. 1995. Les carnivores du Miocène de Lisbonne (Portugal). *Annales de Paléontologie*, 81: 125–165.

- GINSBURG, L., BULOT, C. 1982. Les Carnivores du Miocène de Bézian à la Romieu (Gers, France). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen B*, 85: 53–76.
- GINSBURG, L., MORALES, J. 1995. *Zaragocyon daamsi* n. gen. sp. nov., Ursidae primitif du Miocène inférieur d'Espagne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Paris*, 321: 811–815.
- GINSBURG, L., MORALES, J. 1998. Les Hemicyoninae (Ursidae, Carnivora, Mammalia) et les formes apparentées du Miocène inférieur et moyen d'Europe occidentale. *Annales de Paléontologie*, 84: 71–123.
- GINSBURG, L., MORALES, J., SORIA, D. 1994. The ruminants (*Artiodactyla*, *Mammalia*) from the Lower Miocene of Cetina de Aragón (Province of Zaragoza, Aragón, Spain). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 97: 141–181.
- GINSBURG, L., MORALES, J., SORIA, D., HERRAEZ, E. 1997. Découverte d'une forme ancestrale du Petit Panda dans le Miocène moyen de Madrid (Espagne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Paris, Sciences de la terre et des planètes/Earth and Planetary Sciences*, 325: 447–451.
- GOLOBOFF, P., CATALANO, S. 2008. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32: 221–238.
- GÓMEZ, J.J., DÍAZ-MOLINA, M., LENDÍNEZ, A. 1996. Tectono-sedimentary analysis of the Loranca Basin (Upper Oligocene–Miocene, Central Spain): a 'non-sequenced' foreland basin. In: *Tertiary basins of Spain, the stratigraphic record of crustal kinematics. World and Regional Geology 6*. P.F. FRIEND, C.J. DABRIO (Eds.). 285–294 pp. Cambridge University Press. Great Britain, Cambridge.
- GOY GOY, J.L., PÉREZ GONZÁLEZ, A., ZAZO CARDEÑA, C., CALVO SORANDO, J.P., VEGAS MARTÍNEZ, R., SAN JOSÉ LANCHÁ, M.A. 1989. Hoja geológica núm. 559 (Madrid). *Mapa Geológico de España, E. 1:50000*. Segunda Serie. I.G.M.E. Madrid.
- HALL, B.G. 2001. *Phylogenetic Trees Made Easy. A How-To Manual for Molecular Biologists*. 179 pp. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- HEIZMANN, E.P.J. 1973. Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. B. Ursidae, Felidae, Viverridae sowie Ergänzungen und Nachträge zu den Mustelidae. *Palaeontographica Supplement VIII*: 1–95.
- HELBING, H. 1928. Carnivoren aus dem Miocän von Ravensburg und Georgensgmünd. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 2: 377–385.
- HENDEY, Q.B. 1972. A Pliocene ursid from South Africa. *Annals of the South African Museum*, 59: 115–132.

- HENDEY, Q.B. 1980. *Agriotherium* (Mammalia, Ursidae) from Langebaanweg, South Africa, and relationships of the genus. *Annals of the South African Museum*, 81: 1–109.
- HERNÁNDEZ-BALLARÍN, V., OLIVER, A., GARCÍA-PAREDES, I., PELÁEZ-CAMPOMANES, P. 2010. Estudio preliminar de la fauna de roedores del yacimiento mioceno de El Cañaveral (Madrid, España). En: M. MORENO-AZANZA, I. DÍAZ-MARTÍNEZ, J.M. GASCA, M. MELERO-RUBIO, R. RABAL-GARCÉS, V. SAUQUÉ (Coords.). *Cidaris*, número 30, VIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología, volumen de actas: 151–155.
- HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, M., CÁRDABA, J.A., CUEVAS-GONZÁLEZ, J., FESHARAKI, O., SALESA, M.J., CORRALES, B., DOMINGO, L., ELEZ, J., LÓPEZ GUERRERO, P., SALA-BURGOS, N., MORALES, J., LÓPEZ MARTÍNEZ, N. 2006. Los yacimientos de vertebrados del Mioceno medio de Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid): implicaciones paleoambientales y paleoclimáticas. *Estudios Geológicos*, 62: 263–294.
- HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, M., SALESA, M.J., SÁNCHEZ, I.M., MORALES, J. 2003. Paleoeología del género *Anchitherium* von Meyer, 1834 (Equidae, Perissodactyla, Mammalia) en España: evidencias a partir de las faunas de macromamíferos. *Coloquios de Paleontología*, Vol. Ext. 1: 253–280.
- HERRÁEZ, E., GARCÍA PAREDES, I., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., MORALES, J. 2006. Los Nogales, nueva fauna de vertebrados del Mioceno medio de Madrid. *Estudios Geológicos*, 62: 257–262.
- HILGEN, F.J., LOURENS, L.J., VAN DAM, J.A. 2012. The Neogene Period. In: *The Geologic Time Scale*. F.M. GRADSTEIN, J.G. OGG, M. SCHMITZ, G. OGG (Eds.). 923–978 pp. Elsevier, Vol. 2.
- HOFMANN, A. 1893. Die Fauna von Göriach. *Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, Band XV: 1–87.
- HOWELL, F.C. 1987. Preliminary observations on Carnivora from the Sahabi Formation (Libya). In: *Neogene Paleontology and Geology of Sahabi*. N.T. BOAZ, A. EL-ARNAUTI, A.W. GAZIRY, J. DE HEINZELIN, D.D. BOAZ (Eds.). 153–181 pp. Liss. New York.
- HUNT, R.M., Jr. 1998. Ursidae. In: *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial carnivores, ungulates, and ungulatelike mammals*. C.M. JANIS, K.M. SCOTT, L.L. JACOBS (Eds.). 174–195 pp. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- HUNT, R.M., Jr. 2002. Intercontinental Migration of Neogene Amphicyonids (Mammalia, Carnivora): Appearance of the Eurasian Beardog *Ysengrinia* in North America. *American Museum Novitates*: 1–53.
- HÜRZELER, J. 1944. Zur Revision der europäischen Hemicyoniden. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel*, 55: 131–157.
- JOURDAN, C. 1861. La description de restes fossiles de grands mammifères. *Session générale des sociétés savantes*: 126–130.

- KORDIKOVA, E.G., HEIZMANN, E.P.J., MAVRIN, A.V. 2000. Early Miocene Carnivora of Aktau Mountains, South Eastern Kazakhstan. *Paläontologische Zeitschrift*, 74: 195–204.
- KUSS, S.E. 1965. Über *Cynelos rugosidens vireti* n. ssp. und *Hemicyon stehlini* Hürzeler 1944 (Carnivora, Mammalia). *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau*, 55: 227–241.
- LARTET, E. 1851. *Notice sur la colline de Sansan, suivie d'une récapitulation des diverses espèces d'animaux vertébrés fossiles, trouvés soit à Sansan, soit dans d'autres gisements du terrain tertiaire Miocène dans le bassin sous-pyrénéen*. 45 pp. J.-A. PORTES (Ed.). Auch.
- LEE, M.S.Y., WORTHY, T.H. 2012. Likelihood reinstates *Archaeopteryx* as a primitive bird. *Biology Letters*, 8: 299–303.
- LENDÍNEZ GONZÁLEZ, A., MARTÍN HERRERO, D. 1991. Hoja geológica núm. 436 (Alhama de Aragón). *Mapa Geológico de España, E. 1:50000*. Segunda Serie. I.G.M.E. Madrid.
- LINNAEUS (LINNÉ), C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum clases, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Vol. 1: *Regnum animale*. Editio decima, reformata. Stockholm: Laurentii Salvii. [Facsimile reprinted in 1956 by the British Museum (Natural History)].
- LÓPEZ MARTÍNEZ, N. 1984. Los Lagomorfos (Mammalia) de la sucesión del Mioceno inferior de Calamocha (prov. de Teruel). *Coloquios de Paleontología*, 39: 27–44.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., ÉLEZ VILLAR, J., HERNANDO HERNANDO, J.M., CAVIA, A.L., MAZO, A., MÍNGUEZ GANDÚ, D., MORALES, J., POLONIO MARTÍN, I., SALESA, M.J., SÁNCHEZ, I.M. 2000. Los fósiles de Vertebrados de Somosaguas (Pozuelo, Madrid). *Coloquios de Paleontología*, 51: 71–85.
- LOPEZ-MARTINEZ, N., SESE BENITO, C., HERRAEZ, E. 1987. Los yacimientos de Micromamíferos del área de Madrid. *Boletín Geológico y Minero*, 97: 159–176.
- MARSHALL, L.G., WEBB, S.D., SEPKOSKI, J.J., RAUP, D.M. 1982. Mammalian evolution and the great American interchange. *Science*, 215: 1351–1357.
- MAYET, L. 1908. Étude des mammifères miocènes des Sables de l'Orléanais et des Faluns de la Touraine. *Annales de L'Université de Lyon*, 24: 1–336.
- MAZO, A.V., SALESA, M.J., SÁNCHEZ, I.M. 20002. Dos nuevos puntos fosilíferos con macromamíferos del Aragoniense de la Cuenca de Montalbán (Teruel, España). *Revista Española de Paleontología*, 17: 269–283.
- MCKENNA, M.C., BELL, S.K. 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*. 631 pp. Columbia University Press. New York.
- MEIN, P. 1958. Les Mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, V: 1–122.

- MEIN, P. 1975. Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. Biozonation du Néogène Méditerranéen à partir des Mammifères. Report on activity of the R.C.M.N.S. Working Groups. *IUGS Regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy*, Bratislava: 78–81.
- MEYER, H. VON 1831. Mitteilungen an geheimen Rath von Leonhard. *Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrenfaktenkunde*, 2: 296–297.
- MONTOYA, P., GINSBURG, L., ALBERDI, M.T., VAN DER MADE, J., MORALES, J., SORIA, M.D. 2006a. Fossil large mammals from the early Pliocene locality of Alcoy (Spain) and their importance in biostratigraphy. *Geodiversitas*, 28: 137–173.
- MONTOYA, P., MORALES, J., ROBLES, F., ABELLA, J., BENAVENT, J.V., MARÍN, M.D., RUIZ SÁNCHEZ, F.J. 2006b. Las nuevas excavaciones (1995-2006) en el yacimiento del Mioceno final de Venta del Moro, Valencia. *Estudios Geológicos*, 62: 313–326.
- MORALES, J. 1984. *Venta del Moro: su macrofauna de mamíferos y biostratigrafía continental del Mioceno terminal mediterráneo*, Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. 314 pp.
- MORALES, J. 2000. *Patrimonio Paleontológico de la Comunidad de Madrid* (Vol. 6). 371 pp. J. MORALES, M. NIETO, L. AMEZUA, S. FRAILE, E. GÓMEZ, E. HERRÁEZ, P. PELÁEZ-CAMPOMANES, M.J. SALESA, I.M. SÁNCHEZ, D. SORIA (Eds.). Arqueología, Paleontología y Etnografía. Comunidad de Madrid, Consejería de Educación, Dirección General del Patrimonio Histórico-Artístico. Madrid.
- MORALES, J., AGUIRRE, E. 1976. Carnívoros de Venta del Moro. *Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario*, 5: 31–82.
- MORALES, J., ALCALÁ, L., ÁLVAREZ SIERRA, M.A., ANTÓN, M., AZANZA, B., CALVO, J.P., CARRASCO, P., FRAILE, S., GARCÍA-PAREDES, I., GÓMEZ, E., HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, M., MERINO, L., VAN DER MEULEN, A., MARTÍN ESCORZA, C., MONTOYA, P., NIETO, M., PEIGNÉ, S., PÉREZ, B., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., POZO, M., QUIRALTE, V., SALESA, M.J., SÁNCHEZ, I.M., SÁNCHEZ-MARCO, A., SILVA, P.G., SORIA, M.D., TURNER, A. 2004. Paleontología del sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid. *Geogaceta*, 35: 139–142.
- MORALES, J., ALCALÁ, L., HOYOS, M., MONTOYA, P., NIETO, M., PÉREZ, B., SORIA, D. 1993. El yacimiento del Aragoniense medio de La Retama (Depresión Intermedia, Provincia de Cuenca, España): significado de las faunas con *Hispanotherium*. *Scripta Geologica*, 103: 23–39.
- MORALES, J., CANTALAPIEDRA, J.L., VALENCIANO, A., HONTECILLAS, D., FRAILE, S., GARCÍA YELO, B.A., MONTOYA, P., ABELLA, J. 2015. The fossil record of the Neogene Carnivore Mammals from Spain. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 95: 373–386.
- MORALES, J., MONTOYA, P., ABELLA, J. 2011. Venta del Moro: un yacimiento clave para conocer la historia del límite Mio-Plioceno en el área mediterránea. *Isurus*: 60–71.

- MORALES, J., NIETO, M., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., SORIA, D., ÁLVAREZ SIERRA, M., ALCALÁ, L., AMEZUA, L., AZANZA, B., CERDEÑO, E., DAAMS, R., FRAILE, S., GUILLEM, J., HOYOS, M., MERINO, L., DE MIGUEL, I., MONPARLER, R., MONTOYA, P., PÉREZ, B., SALESA, M., SÁNCHEZ, I. 1999. Vertebrados continentales del Terciario de la Cuenca de Loranca (provincia de Cuenca). En: *La huella del pasado: Fósiles de Castilla-La Mancha*. E. AGUIRRE, I. RÁBANO (Coords.). 237–260 pp. Patrimonio Histórico. Arqueología. Castilla-La Mancha.
- MORALES, J., PICKFORD, M., SORIA, D. 2005. Carnivores from the Late Miocene and Basal Pliocene of the Tugen Hills, Kenya. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 18: 39–61.
- MORALES, J., SORIA, D. 1984. Los Artiodáctilos del Mioceno inferior de las cuencas centrales de España. *Coloquios de Paleontología*, 39: 51–59.
- MORALES, J., SORIA, D. 1985. Carnívoros y artiodáctilos de la provincia de Madrid. En: *Geología y Paleontología del Terciario continental de la provincia de Madrid*. M.T. ALBERDI (Coord.). 81–92 pp. C.S.I.C., Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.
- MORALES, J., SORIA, D., AGUIRRE, E. 1980. Camélido finimioceno en Venta del Moro. Primera cita para Europa occidental. *Estudios Geológicos*, 36: 139–142.
- MOYÀ-SOLÀ, S., RIUS FONT, L. 1993. El jaciment paleontològic dels Casots (Subirats, Alt Penedès). *Tribuna d'arqueologia*, 1991: 7–12.
- MURELAGA, X., PÉREZ-RIVARÉS, F.J., VÁZQUEZ-URBEZ, M., ZULUAGA, M.C. 2008. Nuevos datos bioestratigráficos y paleoecológicos del Mioceno medio (Aragoniense) del área de Tarazona de Aragón (Cuenca del Ebro, provincia de Zaragoza, España). *Ameghiniana*, 45: 393–406.
- NYLANDER, J.A.A., RONQUIST, F., HUELSENBECK, J.P., NIEVES-ALDREY, J.L. 2004. Bayesian Phylogenetic Analysis of Combined Data. *Systematic Biology*, 53: 47–67.
- OGINO, S., EGI, N., MAUNG-THEIN, Z.M., HTIKE, T., TAKAI, M. 2011. New species of *Agriotherium* (Mammalia, Carnivora) from the late Miocene to early Pliocene of central Myanmar. *Journal of Asian Earth Sciences*, 42: 408–414.
- OLIVER PÉREZ, A., LÓPEZ GUERRERO, P., PELÁEZ-CAMPOMANES, P. 2008. Primer representante del género *Megacricetodon* de la Cuenca de Calatayud-Daroca (Zaragoza, España). *Paleontologica Nova. Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, 8: 317–329.
- OLIVER PÉREZ, A., PELÁEZ-CAMPOMANES, P. 2013. *Megacricetodon vandermeuleni*, sp. nov. (Rodentia, Mammalia), from the Spanish Miocene: a new evolutionary framework for *Megacricetodon*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33: 943–955.
- ORLIAC, M.J. 2006. *Eurolistriodon tenarezensis*, sp. nov., from Montreal-du-Gers (France): Implications for the systematics of the European Listriodontinae (Suidae, Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 967–980.

- OWEN, R. 1845. *Odontography; or, a Treatise on the Comparative Anatomy of the Teeth; their Physiological Relations, Mode of Development, and Microscopic Structure, in the Vertebrate Animals*. 655 pp. H. BAILLIERE (Ed.). Volume I. London.
- PAIS, J. 1999. *História geológica da Península de Setúbal nos últimos 20 milhões de anos. Guia de visita de campo integrada*. Programa Ciência Viva, Geologia no Verão. Centro de Estudos Geológicos, Monte de Caparica. 21 pp.
- PARDO, G., ARENAS, C., GONZÁLEZ, A., LUZÓN, A., MUÑOZ, A., PÉREZ, A., PÉREZ-RIVARÉS, F.J., VÁZQUEZ-URBEZ, M., VILLENA, J. 2004. Cuenca del Ebro. *En: Geología de España*. J. A. VERA (Ed.). 533–543 pp. Sociedad Geológica de España / Instituto Geológico y Minero de España. Madrid.
- PEIGNÉ, S. 2012. Les Carnivora de Sansan. *En: Mammifères de Sansan*. S. PEIGNÉ, S. SEN (Eds.). 559–660 pp. (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle; 203). Muséum national d'Histoire naturelle. Paris.
- PEIGNÉ, S., SALESA, M.J., ANTÓN, M., MORALES, J. 2006. New data on carnivores from the Middle Miocene (Upper Aragonian, MN6) of Arroyo del Val area (Villafeliche, Zaragoza Province, Spain). *Estudios Geológicos*, 62: 359–374.
- PESQUERO, M.D., SILICEO, G., BÁREZ, S., SALESA, M.J., MORALES, J. 2008. “El Cañaveral”: un nuevo yacimiento del Aragoniense medio de Madrid. *En: Libro de resúmenes. XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. J.I. RUIZ-OMEÑACA, L. PIÑUELA, J.C. GARCÍA-RAMOS (Eds.). 182–183 pp. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA). Colunga (Asturias).
- PETTER, G., PICKFORD, M., SENUT, B. 1994. Présence du genre *Agriotherium* (Mammalia, Carnivora, Ursidae) dans le Miocène terminal de la Formation de Nkondo (Ouganda, Afrique orientale). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Paris*, 319: 713–717.
- PICKFORD, M. 2013. *Conohyus simorreensis* (Lartet, 1851) (Suidae, Mammalia) from the Middle Miocene of Carpetana (Madrid, Spain). *Spanish Journal of Palaeontology*, 28: 91–102.
- PICKFORD, M., MORALES, J., SORIA, D. 1995. Fossil camels from the Upper Miocene of Europe: implications for biogeography and faunal change. *Geobios*, 28: 641–650.
- PICKFORD, M., MOYÀ-SOLÀ, S. 1994. *Taucanamo* (Suoidea, Tayassuidae) from the Middle Miocene (MN04a) of Els Casots, Barcelona, Spain. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Paris*, 319: 1569–1575.
- PICKFORD, M., MOYÀ-SOLÀ, S. 1995. *Eurolistriodon* gen. nov., (Suoidea, Mammalia) from Els Casots, early middle Miocene, Spain. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen-Biological Chemical Geological Physical and Medical Sciences*, 98: 343–360.
- PILGRIM, G.E. 1913. The correlation of the Siwaliks with the mammal horizons of Europe. *Records of the Geological Survey of India*, 43: 264–326.

- PORTERO GARCÍA, J.M., PÉREZ GONZÁLEZ, A. 1990. Hoja geológica núm. 560 (Alcalá de Henares). *Mapa Geológico de España, E. 1:50000*. Segunda Serie. I.G.M.E. Madrid.
- QIU, Z. 2003. Dispersals of Neogene Carnivorans between Asia and North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 279: 18–31.
- QIU, Z., QIU, Z. 2013. Early Miocene Xiejiahe and Sihong Fossil Localities and Their Faunas, Eastern China. In: *Fossil Mammals of Asia: Neogene biostratigraphy and chronology*. X. WANG, L. J. FLYNN, M. FORTELIUS (Eds.). 142–154 pp. Columbia University Press. New York.
- QIU, Z., XIE, J., YAN, D. 1991. Discovery of late Miocene *Agriotherium* from Jiegou, Gansu, and its taxonomic implications. *Vertebrata Palasiatica*, 29: 286–295.
- QIU, Z., YAN, D.F., JIA, H., SUN, B. 1986. The large-sized ursid fossils from Shanwang, Shandong. *Vertebrata Palasiatica*, 24: 182–191.
- ROBLES, J.M. 2014. *Miocene Carnivorans from the Vallès-Penedès Basin (NE Iberian Peninsula)*, Tesis doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona. 434 pp.
- RONQUIST, F., TESLENKO, M., VAN DER MARK, P., AYRES, D.L., DARLING, A., HÖHNA, S., LARGET, B., LIU, L., SUCHARD, M.A., HUELSENBECK, J.P. 2012. MRBAYES 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model selection across a large model space. *Systematic Biology*, 61: 539–542.
- ROYO GÓMEZ, J. 1922. *El Mioceno continental ibérico y su fauna malacológica*. 230 pp. Ediciones Universidad de Salamanca. Junta para ampliación de estudios e investigaciones científicas. Comisión de Investigaciones Paleontológicas y Prehistóricas. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.
- SALESA, M.J., ANTÓN, M., TURNER, A., ALCALÁ, L., MONTOYA, P., MORALES, J. 2010. Systematic revision of the Late Miocene sabre-toothed felid *Paramachaerodus* in Spain. *Palaeontology*, 53: 1369–1391.
- SALESA, M.J., MORALES, J. 2000. La fauna de Carnívoros del yacimiento aragoniense de Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid). *Coloquios de Paleontología*, 51: 213–222.
- SAMUELS, J.X., MEACHEN-SAMUELS, J.A., GENSLER, P.A. 2009. The first mid-Blancan occurrence of *Agriotherium* (Ursidae) in North America: a record from Hagerman fossil beds National Monument, Idaho. *Journal of Paleontology*, 83: 597–603.
- SÁNCHEZ, I.M. 2005. *Evolución y Sistemática de los Moschidae (Mammalia; Artiodactyla) del Mioceno Medio y Superior de España*, Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. 513 pp.
- SÁNCHEZ, I.M., CANTALAPIEDRA, J.L., RÍOS, M., QUIRALTE, V., MORALES, J. 2015. Systematics and Evolution of the Miocene Three-Horned Palaeomerycid Ruminants (Mammalia, Cetartiodactyla). *PLoS ONE*, 10: 1–31.

- SÁNCHEZ, I.M., SALESA, M.J., MORALES, J. 1998. Revisión sistemática del género *Anchitherium* Meyer 1834 (Equidae; Perissodactyla) en España. *Estudios Geológicos*, 54: 39–63.
- SANCHO, D. 2011. Informe de excavación del yacimiento de Carpetana: implantación de cuartos técnicos y ascensores en la estación de Metro de Carpetana de Metro de Madrid. Nº de Expediente 605/07: 1–10.
- SANTISTEBAN, C. DE, RUÍZ-SÁNCHEZ, F., BELLO, D. 1989. Los depósitos lacustres del Terciario de Bicorp (Valencia). *Acta Geológica Hispánica*, 24: 299–307.
- SCHLOSSER, M. 1899. *Parailurus anglicus* und *Ursus böckhi* aus den lignitee von Baróth-Köpecz, comitat Háromszek in Ungarn. *Mittheilungen aus dem Jahrbuch der Koniglichen Ungarischen Geologischen Anstalt*, 13: 1–31.
- SCHMIDT-KITTLER, N. 1987. The Carnivora (Fissipedia) from the Lower Miocene of East Africa. *Palaeontographica Abteilung A*, 197: 85–126.
- SESÉ, C. 1987. *Eucricetodon* and *Melissiodon* (Cricetidae, Rodentia) from the Ramblian and Lower Aragonian of the Calamocha area (Calatayud-Teruel Basin, Spain). *Scripta Geologica*, 83: 1–17.
- SESÉ, C., LÓPEZ, N., HERRÁEZ, E. 1985. Micromamíferos (insectívoros, roedores y lagomorfos) de la provincia de Madrid. En: *Geología y Paleontología del Terciario continental de la provincia de Madrid*. M.T. ALBERDI (Coord.). 29–39 pp. C.S.I.C., Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.
- SIMPSON, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: 1–350.
- SMITH, B.J., DODSON, P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 1–12.
- SORKIN, B. 2006. Ecomorphology of the giant short-faced bears *Agriotherium* and *Arctodus*. *Historical Biology*, 18: 1–20.
- STEHLI, F.G., WEBB, S.D. 1985. *The Great American Biotic Interchange*. 550 pp. Plenum Press. New York.
- STEHLIN, H.G., HELBING, H. 1925. Catalogue des Ossements de Mammifères Tertiaires de la Collection Bourgeois à l'École de Pont-levoy (Loir-et-Cher). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle et d'Anthropologie de Loir-et-Cher*, 18: 77–277.
- TEDFORD, R.H. 1976. Relationship of pinnipeds to other carnivores (Mammalia). *Systematic Zoology*, 25: 363–374.
- TEDFORD, R.H., ALBRIGHT III, L.B., BARNOSKY, A.D., FERRUSQUIA-VILLAFRANCA, I., HUNT Jr., R.M., STORER, J.E., SWISHER III, C.C., VOORHIES, M.R., WEBB, S.D., WHISTLER, D.P. 2004. Mammalian Biochronology of the Arikareean Through Hemphillian Interval (Late Oligocene Through Early Pliocene Epochs). In: *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals*

- of North America: Biostratigraphy and Geochronology. M. O. WOODBURN (Ed.). 169–231 pp. Columbia University Press. New York.
- TEDFORD, R.H., FRAILEY, D. 1976. Review of Some Carnivora (Mammalia) From the Thomas Farm Local Fauna (Hemingfordian: Gilchrist County, Florida). *American Museum Novitates*, 2610: 1–9.
- THENIUS, E. 1947. *Dinocyon thenardi* aus dem Miozän Österreichs. *Sitzungsberichte der Österreichische Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse*, 156: 209–224.
- THENIUS, E. 1949. Die Carnivoren von Göriach (Steiermark). *Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse*, 158: 695–762.
- TOBIEN, H. 1955. Neue und wenig bekannte Carnivoren aus den unterpliozänen Dinotheriensanden Rheinhessens. *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden*, 83: 7–31.
- TORRES, T. 1988. *Osos (Mammalia, Carnivora, Ursidae) del Pleistoceno de la Península Ibérica*. 316 pp. Boletín del Instituto Geológico y Minero de España. Madrid.
- TOULA, F. 1884a. Ueber einige Säugethierreste von Göriach bei Turnau (Bruck a/M. Nord) in Steiermark. *Jahrbuch der Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, 34: 385–402.
- TOULA, F. 1884b. Über Amphicyon, Hyaemoschus und Rhinoceros (Aceratherium) von Göriach bei Turnau in Steiermark. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 90: 406–428.
- VALDÉS, G.G., SESÉ, C., ASTIBIA, H. 1986. Micromamíferos (Rodentia y Lagomorpha) del yacimiento del Mioceno medio de Tarazona de Aragón (Depresión del Ebro, provincia de Zaragoza). *Estudios Geológicos*, 42: 41–55.
- VAN DER MADE, J. 1994. Suoidea from the lower Miocene of Cetina de Aragón (Spain). *Revista Española de Paleontología*, 9: 1–23.
- VAN DER MADE, J. 1997. Systematics and stratigraphy of the genera *Taucanamo* and *Schizochœrus* and a classification of the Palaeochoeridae (Suoidea, Mammalia). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen-Biological Chemical Geological Physical and Medical Sciences*, 100: 127–139.
- VAN DER MEULEN, A.J., DAAMS, R. 1992. Evolution of Early-Middle Miocene rodent faunas in relation to long-term palaeoenvironmental changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 93: 227–253.
- VAN DER MEULEN, A.J., GARCÍA-PAREDES, I., ÁLVAREZ-SIERRA, M.A., VAN DEN HOEK OSTENDE, L.W., HORDIJK, K., OLIVER, A., PELÁEZ-CAMPOMANES, P. 2012. Updated Aragonian biostratigraphy: Small Mammal distribution and its implications for the Miocene European Chronology. *Geologica Acta*, 10: 159–179.

- VEGAS, R., VÁZQUEZ, J.T., SURIÑACH, E., MARCOS, A. 1990. Model of distributed deformation, block rotations and crustal thickening for the formation of the Spanish Central System. *Tectonophysics*, 184: 367–378.
- VILLALTA, J.F. DE, CRUSAFONT, M. 1944. Nuevos Carnívoros del Vindoboniense de la Cuenca del Vallès-Panadés. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 13: 55–139.
- VILLALTA, J.F. DE, CRUSAFONT, M. 1948. Les gisement des mamifères du Néogène espagnol. VIII. Bassin du Duero (Douro). *Société Géologique de France*, 10: 187–188.
- VIRET, J. 1939. Monographie Paléontologique de la Faune de Vertébrés des Sables de Montpellier. III. Carnivora Fissipedia. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 37: 7–26.
- VIRET, J. 1951. Catalogue critique de la faune des Mammifères miocènes de la Grive-Saint-Alban (Isère). I. Chiroptères, Carnivores, Édentés Pholidotes. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 3: 1–104.
- VON DEN DRIESCH, A. 1976. *A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites*. 136 pp. Bulletin 1. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology. Harvard University.
- WAGNER, A. 1837. Gelehrte Anzeigen herausgegeben von Mitgliedern der K. Bayer, Akademie Wissenschaften München. *Paläontologische Abhandlungen*, 5: 334–335.
- WANG, X., HUNT, R.M., Jr., TEDFORD, R.H., LANDER, E.B. 2009. First record of immigrant Phoberogale (Mammalia, Ursidae, Carnivora) from Southern California. *Geodiversitas*, 31: 753–773.
- WANG, B., QIU, Z. 2003. Notes on Early Oligocene Ursids (Carnivora, Mammalia) from Saint Jacques, Nei Mongol, China. *Bulletin of the American Museum of Natural History*: 116–124.
- WERDELIN, L., PEIGNÉ, S. 2010. Carnivora. In: *Cenozoic Mammals of Africa*. L. WERDELIN, W.J. SANDERS (Eds.). 603–657 pp. University of California Press. Berkeley, Los Angeles, London.
- WHITE, T.E. 1947. Additions to the Miocene fauna of North Florida. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 99: 497–515.
- WOODBURNE, M.O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution*, 17: 245–264.
- ZAPFE, H. 1951. *Dinocyon thenardi* aus dem Unterpliozän von Draßburg im Burgenland. *Österreichische Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 160: 227–241.